VERHALTENSPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR LOKOMOTION DER SPINNEN AGELENA LABYRINTHICA CL. UND SITTICUS PUBESCENS F.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Amalie Fröhlich
aus Zeulenroda

1978

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544721_0037

VERHALTENSPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR LOKOMOTION DER SPINNEN AGELENA LABYRINTHICA CL. UND SITTICUS PUBESCENS F.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Amalie Fröhlich
aus Zeulenroda

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Referent:

2. Referent:

Tag der mündl. Prüfung:

7. OKT. 1978

Danksagung

Prof. Dr. P. Görner danke ich für die Überlassung des Themas, eines Arbeitsplatzes und für seine Diskussionsbereitschaft, die auch über große Entfernung bestehen blieb.
Prof. Dr. R. Menzel danke ich für seine hilfreichen Ratschläge und die Integrierung in die Arbeitsgruppe Neurobiologie inclusive eines Arbeitsplatzes.
Ing. grad. Uwe Greggers danke ich für seine Hilfe beim Aufbau der Apparatur für die Auswertung der Horizontalwinkel.
Ich danke Frau Dr. M. Harm (Dessau) für die Bestimmung der Springspinne Sitticus pubescens.
Ich danke allen, die die Durchführung der Arbeit ermöglichten. Ganz besonders danke ich denen, die mir, je nach Veranlagung, durch Schulterklopfen oder Fußtritte halfen, auch in schwierigen Arbeitsphasen nicht aufzugeben: Alexa, Astrid, Hacki, Jochen, Mark, Shorty und viele andere.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Einleitung.....1
2. Abkürzungen und Definitionen.....6
3. Material und Methode.....8
3.1 Material.....8
3.2 Methode.....9
3.2.1 Filmen der Läufe.....9
3.2.1.1 Allgemeines.....9
3.2.1.2 Filmen der Beuteläufe von Agelena...9
3.2.1.3 Filmen der Tastläufe von Agelena...10
3.2.1.4 Filmen der Läufe von Sitticus.....11
3.2.2 Auswertung.....11
3.2.2.1 Laufstrecke, Laufrichtung, Laufgeschwindigkeit.....11
3.2.2.2 Beinbewegungen.....12
3.2.2.3 Horizontalwinkel.....13
4. Ergebnisse und Diskussion.....15
4.1 Ruhestellung und Lauf.....15
4.1.1 Ergebnisse.....15
4.1.1.1 Die Ruhestellung.....15
4.1.1.2 Der Lauf.....17
4.1.1.2.1 Laufspur.....17
4.1.1.2.2 Laufgeschwindigkeit.....17
4.1.1.2.3 Der Halt.....18
4.1.1.3 Die Beinbewegungen.....21
4.1.1.3.1 Die Beinbewegungen während des Beutelaufs.....23
4.1.1.3.2 Die Beinbewegung während des Tastlaufs.....26
4.1.2 Diskussion.....27
4.1.2.1 Die Ruhestellung.....27
4.1.2.2 Der Halt.....29
4.2 Schrittfolge.....30
4.2.1 Ergebnisse.....30
4.2.2 Diskussion.....37

4.3 Protraktions-, Retraktions- und Schrittdauer.....40
4.3.1 Ergebnisse.....40
4.3.2 Diskussion.....48
4.4 Schwingungsweite.....50
4.4.1 Ergebnisse.....50
4.4.1.1 Schwingungsweite.....50
4.4.1.2 Winkelbereiche der vier Beinpaare..55
4.4.1.3 Vergleich der Winkelbereiche von AG/B, AG/T und AG/F.....56
4.4.1.4 Vergleich der Winkelbereiche der beiden Beine eines Beinpaares.....57
4.4.2 Diskussion.....62
4.4.2.1 Schwingungsweite.....62
4.4.2.2 Vergleich der Winkelbereiche von AG/B, AG/T und AG/F.....64
4.5 Phasenrelationen.....66
4.5.1 Ergebnisse.....66
4.5.2 Diskussion.....75
4.5.2.1 Hohe Variabilität der Phasenrelationen.....75
4.5.2.2 Vergleich: AG/B - AG/T.....77
4.5.2.3 Vergleich: AG - SI.....78
4.5.2.4 Vergleich: AG/B - AG/F.....78
4.5.2.5 Fazit.....81

5. Diskussion der Ergebnisse in bezug auf die Lokomotion.....82
5.1 Beutelauf - Tastlauf: Was bedeutet die unterschiedliche Koordination für das Nervensystem?.....82
5.2 Der Halt.....86
5.3 Reichen die von der Spinne bekannten Sinnesorgane für eine Kontrolle der Beinbewegungen aus?.....91
5.4 Körperturgor und Lokomotion.....96

6. Diskussion der Ergebnisse in bezug auf die Orientierung.....106
6.1 Der Halt.....106
6.2 Die idiothetische Orientierung.....107
7. Zusammenfassung.....118
8. Literaturverzeichnis.....121

1. Einleitung

Bewegung ist eines der Kriterien, die lebende Wesen von der unbelebten Natur unterscheidet. Da sie nahezu allen Verhaltensweisen von Tieren zugrunde liegt, ist dieses grundlegende Phänomen ein wichtiger Bestandteil der Verhaltensphysiologie geworden, das es näher zu beschreiben und dessen Ursachen es zu erforschen gilt.

Bewegung resultiert zum Beispiel aus der Fähigkeit der Tiere, den Körper oder die Extremitäten zu bewegen. Um ein Tier von einem Ort zu einem anderen zu befördern, treten diese Bewegungen meist in ihrer Folge nicht zufällig auf: sie sind koordiniert. Die Koordination der Bewegung ist ein Prinzip, das durch das ganze Tierreich hindurch angetroffen wird (neuere Reviews für Vertebraten: Grillner, 1975, Alexander, 1977, für Invertebraten: Pearson, 1976, Bowerman, 1977, Delcomyn, 1977).

Zum Studium des Mechanismus, der die Bewegungen in eine feste zeitliche Beziehung zueinander zwingt, werden vor allem der Flug und der Lauf näher untersucht. Sie bieten jeweils eine spezifische Form der Bewegung, die sich aus rhythmischen, also sich ständig in bestimmter Ordnung wiederholenden Vorgängen zusammensetzt. Diese Eigenschaft erleichtert die Erfassung und Beschreibung der zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten.

Für den Lauf der Arthropoden liegen Untersuchungen aus vielen Tiergruppen vor, besonders aber der Insekten und der Krebse.

Bei den Insekten wurde vor allem der Lauf der Schaben (Hughes, 1952, 1957, Wilson, D.M., 1965, 1966, Delcomyn, 1971a,b), der Heuschrecken (Burns, 1973) und der Stabheuschrecke (Wendler, 1964, 1965, Graham, 1972, 1977) im Hinblick auf die Beinbewegungen und deren zeitliches

Muster untersucht, bei den Crustaceen der Lauf der Krabben (Clarac und Coulmance, 1971, Barnes, 1975, Pond, 1975).

Elektrophysiologische Untersuchungen an Muskeln, Motoneuronen und Interneuronen zur Analyse von Reflexen, sensorischer Rückkoppelung und zentraler Motorprogramme liegen vor (Pearson und Iles, 1973, Delcomyn, 1971a, 1973, Delcomyn und Usherwood, 1973, Evoy und Fourtner, 1973, Pearson und Fourtner, 1975, Bowerman und Larimer, 1976, Barnes, 1977).

Für die Cheliceraten liegt eine so große Fülle an Untersuchungen nicht vor. Es gibt hier einige Untersuchungen aus der Zeit, in der man sich für die Lokomotion zu interessieren begann (Kästner, 1923, Bethe, 1930, Bethe und Fischer, 1931, Ehlers, 1939). Diese Untersuchungen stellen zum Teil wichtige Arbeiten auf physiologischem Neuland dar, die dazu beitrugen, Probleme zu entdecken und Fragen zu formulieren. Durch ihre zwangsläufig unzureichende Methodik lassen sie jedoch keine weitgehenden Aussagen oder Vergleiche zu.

Neueren Datums sind lediglich Untersuchungen an den Skorpionen Hadrurus arizonensis und Paruroctonus mesaensis (Bowerman, 1975a,b,1976), an der Kreuzspinne Aranea diadema (Jacobi-Kleemann, 1953), an einer Tarantel (wahrscheinlich Dugesiella hentzi, Wilson, 1967) und an der Springspinne Metaphidippus harfordi (Land, 1972).

Jacobi-Kleemann (1953) befaßte sich mit den Beinbewegungen der Kreuzspinne beim Netzbau, also dem Hangeln am senkrechten oder waagerechten Faden. Auch Land (1972) befaßte sich nur nebenbei mit dem Lauf der Spinne: Er untersuchte die Beinbewegungen der Springspinne bei ihren Drehungen.

Wilson (1967) fand bei der Tarantel: Die Spinne zeigt mehrere Schrittfolgen, die nicht mit der Schrittfrequenz korreliert sind. Gegenüberliegende und benachbarte Beine haben die Tendenz zu alternieren. Die Phasenbeziehungen variieren sehr, aber im großen und ganzen ist die Änderung der Phasenbeziehungen nicht mit der Laufgeschwindigkeit korreliert.
Alle drei Autoren betonen die hohe Variabilität des Spinnenlaufs.

Morphologische und elektrophysiologische Untersuchungen zur Beinmuskulatur einiger Spinnen und deren Innervation liegen von Beinpräparaten vor (Brown, 1939, Dillon, 1952, Rathmayer, 1966, Ruhland, 1976), ebenso zu deren Propriorezeptoren (Pringle, 1955, Parry, 1960, Liesenfeld, 1961, Autrum und Barth, 1966, Rathmayer, 1967, Rathmayer und Koopmann, 1970, Barth, 1972). Auch andere Mechanorezeptoren der Spinnenbeine wurden untersucht (Görner, 1965, Foelix, 1970, Hippen, 1975, Harris und Mill, 1977a,b, Mill und Harris, 1977). Dagegen gibt es keine elektrophysiologischen Untersuchungen an Motoneuronen oder Interneuronen am intakten Tier.

Das ist umso erstaunlicher, als mit dem hydrostatischen Skelett der Spinnen und der fehlenden Strecker-Muskulatur an dem Femur-Patella- und dem Tibia-Metatarsus-Gelenk der Beine eine Situation gegeben ist, die eine Untersuchung der Lokomotion der Spinnen nicht nur deswegen wünschenswert erscheinen läßt, weil die Spinnen acht statt sechs Beine - wie die Insekten - besitzen.
Allein durch diese morphologischen Unterschiede zu anderen Tiergruppen besteht die Möglichkeit, auch Unterschiede im Lauf und seiner neuronalen Kontrolle anzufinden.

Eine Untersuchung der Lokomotion der Spinnen war also aus mehreren Gründen wünschenswert.
Als Untersuchungsobjekt wurde die Trichterspinne Agelena labyrinthica gewählt.

Agelena ist im Hinblick auf ihr Orientierungsverhalten eine der bestuntersuchten Spinnen (Bartels und Baltzer, 1928, Bartels, 1929, 1930, Holzapfel, 1934, 1935, Görner, 1958, 1966, 1972, 1973, Görner und Andrews, 1969, Moller, 1970, Kurth, 1972, Dornfeldt, 1975a,b).

Trichterspinnen bauen horizontale Decknetze, die in eine Röhre auslaufen. Die Spinne sitzt meist vor oder in dem Eingang der Röhre, der "Warte". Agelena verläßt die Warte nur, (a) wenn eine Beute im Netz zappelt, (b) um eine im Netz liegengelassene Beute aufzusuchen, (c) "spontan" zu Spinngängen.

Dieses Verhalten bot die Möglichkeit, gezielt verschiedene Lauftypen bei Agelena zu induzieren: der Lauf zu einer Beute hin ("Beutelauf") wurde durch das Vibrieren eines elektrischen Summers am Netz hervorgerufen. Der "Tastlauf" wurde durch leichtes Berühren der Spinne mit dem Pinsel oder leichtes Anpusten hervorgerufen. Er läßt sich leicht durch die veränderte Bewegungsweise der beiden vorderen Beinpaare vom Beutelauf unterscheiden. Mit einem solchen Lauf, der wahrscheinlich als Suchen aufzufassen ist, reagiert Agelena zum Beispiel dann, wenn sie im Netz liegengelassene Beute nicht mehr an dem Ort vorfindet, an dem sie sie verließ.

Während die Beutelokalisation wahrscheinlich nur über Mechanorezeptoren erfolgt, kann sich die Spinne auf dem Weg zurück zur Warte nach verschiedenen äußeren Reizen (optisch, Schwerkraft, Elastizitätsmuster des Netzes) und/oder nach der auf dem Hinweg gespeicherten Bewegungsfolge orientieren (Idiothetik: H. und M.L. Mittelstaedt, 1973).

Die Untersuchung des Laufs der Trichterspinne Agelena labyrinthica bot also die Möglichkeit, verschiedene Lauftypen einer Art zu untersuchen. Damit wird die Basis für weitergehende verhaltens- und elektrophysiologische Untersuchungen des Spinnenlaufs erweitert.

Gleichzeitig bieten die vorliegenden Untersuchungen eine Grundlage zur Aufklärung des idiothetischen Orientierungsmechanismus. Die Aufklärung dieses Mechanismus mit verhaltensphysiologischen Methoden erfordert ohne Zweifel Kenntnis über den Lauf der intakten, auf dem Netz laufenden Spinne.

Die Methode zur quantitativen Beschreibung der Lokomotion von Agelena lag vor (Fröhlich, 1973). Sie ist zu einem großen Teil an der Springspinne Sitticus pubescens ausgearbeitet worden. Sitticus erscheint einige Monate früher im Jahr als Agelena. Die wenigen Sommermonate, in denen Agelena für Versuche zur Verfügung steht, konnten daher voll genutzt werden. Die Läufe von Sitticus, die während der Ausarbeitung der Methode entstanden, sind ebenfalls ausgewertet worden.

Damit war es möglich, nicht nur zwischen Beute- und Tastlauf von Agelena Vergleiche zu ziehen, sondern auch zwischen Agelena und Sitticus. Diese zusätzliche Vergleichsmöglichkeit half oft, Gegensätze auch zwischen Beute- und Tastlauf zu verdeutlichen.

2. Abkürzungen und Definitionen

AG	Agelena labyrinthica
B	Beutelauf der intakten Agelena
BP1-4	Beinpaar, von vorn nach hinten zählend
F	Beutelauf der defekten Agelena, (Bein fehlt)
L1-4	Linkes Bein, von vorn nach hinten zählend
P	Protraktion
R	Retraktion
R1-4	Rechtes Bein, von vorn nach hinten zählend
SI	Sitticus pubescens
T	Tastlauf der (intakten) Agelena
u.S.	Körperseite mit unvollständiger Beinzahl
v.S.	Körperseite mit vollständiger Beinzahl

Beutelauf	Lauf zu einer (vermeintlichen Beute), hier i.a. hervorgerufen durch das Vibrieren eines elektrischen Summers am Netz
Halt	Kurzfristige bis lang andauernde Unterbrechung des Laufs. Näheres siehe 4.1.1.2.3.
Horizontalwinkel	Projektion des Winkels zwischen Bein und Körperlängsachse auf die Laufebene. Näheres siehe 3.2.2.3.
Idiothetische Orientierung	Orientierung nach Eigeninformation. Näheres siehe 6.2.
Phasenrelation	(= Phasenbeziehung = Phasenwinkeldifferenz). Die Phasenrelation gibt an, an welche Stelle ein beliebiger Punkt einer Bewegungskurve (hier: Beginn der Protraktion) zwischen zwei entsprechende Punkte einer anderen Bewegungskurve, der Bezugskurve, fällt. (Abb. 25)
Protraktion	(= Schwingphase). Phase, in der das Bein abgehoben wird und nach vorn schwingt.

Retraktion	(= Stemmphase). Phase, in der das Bein Bodenkontakt hat und sich relativ zum Tier nach hinten bewegt.
Ruhestellung	Bestimmte Haltung der Spinne während des "Wartens". Näheres siehe 4.1.1.1.
Schrittdauer	(= Periodendauer). Summe von Protraktion und Retraktion.
Schrittfolge	Reihenfolge der Schritte (hier: des Abhebens) der Beine einer Körperseite. Näheres siehe 4.2.1.
Schwingungsweite	Winkeldifferenz zwischen größtem und kleinstem Winkel (entspricht i.a. dem Abheb- und Aufsetzwinkel) eines Schrittes.
Tastlauf	Lauf, der durch leichtes Berühren oder Anblasen der Spinne hervorgerufen wird. Die ersten und oft auch die zweiten Beine werden über Körperhöhe gehoben.

3. Material und Methode

3.1 Material

Versuchstiere waren adulte, weibliche Trichterspinnen der Art Agelena labyrinthica (Clerck) und männliche Springspinnen der Art Sitticus pubescens (Fabricius), die vor der letzten Häutung standen. Agelenen wurden im Juni und Juli in ihren Biotopen auf Westberliner Friedhöfen gefangen. Die Springspinnen wurden im April und Mai an Häuserwänden gesammelt.

Gehältert wurden die Agelenen vorwiegend in ihren Netzen, die sie sich in Plastikrahmen (ca. 27 x 8 cm) gesponnen hatten. Weitere Tiere wurden einzeln in Plastikdosen (6 x 7 x 3 cm) gehältert. Diese Spinnen wurden erst für die Versuche auf ein Netz gesetzt.

Die Springspinnen wurden einzeln in Plastikdosen gehalten. Beide Arten ließen sich unter Feuchthaltung der Gefäße und Fütterung mit Taufliegen längere Zeit halten, Agelenen bis etwa Ende August, die Springspinnen bis etwa Ende Juli.

Bei einigen Versuchen mit Agelena wurden Tiere verwendet, denen ein Vorderbein fehlte oder die an dessen Stelle ein kleines Regenerat besaßen. Die Tiere wurden bereits so gefangen.

3.2 Methode

3.2.1 Filmen der Läufe

3.2.1.1 Allgemeines

Die Methode bestand darin, den Lauf der Spinne unter verschiedenen Bedingungen zu filmen und anschließend die Filme Bild für Bild auszuwerten. Gefilmt wurde in einem verdunkelten Raum bei ungefähr 30°C.

Zum Filmen wurde eine Oszillographenkamera (Philips PP 1014) benutzt. Diese Durchlaufkamera besaß ein Leitz-Objektiv Elmarit (1:2.8/90).

Die Einzelbilder erzeugte ein Stroboskop (Philips PR 9117/02). Geblitzt wurde im allgemeinen mit 152 Blitzen/sec., teilweise auch mit 102, 179, 389 Blitzen/sec. Diese Frequenzen ermöglichten eine optimale Ausnutzung des Filmmaterials bei genügender Auflösung der Schritte.

Die Blitzdauer war sehr kurz gegenüber den Bewegungen der Spinne (<10 µsec.), so daß scharfe Bilder entstanden. Der gefilmte Netzausschnitt besaß eine Länge von ungefähr 9 cm, was etwa 6 - 9 Schritten entspricht. Die Breite betrug etwa 6 cm.

3.2.1.2 Filmen der Beuteläufe von Agelena

Für das Filmen der Beuteläufe wurde die Spinne mit einem am Netz vibrierenden elektrischen Summer oder einer Drosophila gelockt. Summer oder Drosophila wurden dabei so auf dem Netz plaziert, daß die Spinne bei ihrem Lauf durch den Bereich des Netzes laufen mußte, auf den die Kamera scharf eingestellt war. Kurz

bevor die Spinne den Schärfebereich erreichte, wurde die Apparatur eingeschaltet.
War die Spinne laufwillig, so wurden mehrere Läufe nacheinander gefilmt.

Durch den in Abbildung 1 dargestellten Versuchsaufbau war es möglich, die Spinne in einem Vorgang von der Seite und von oben aufzunehmen (Abb. 1).

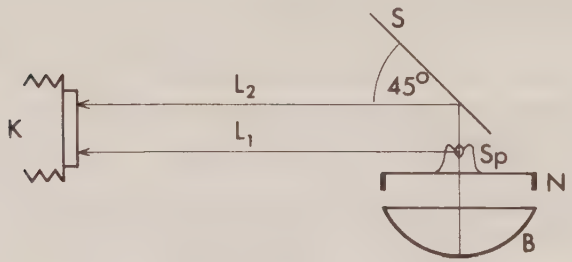


Abb. 1: Schematischer Versuchsaufbau für das Filmen der Beuteläufe und Tastläufe.
B Blitzlampe, K Kamera, L_1, L_2 Lichtwege, N Netz, S Spiegel, Sp Spinne.
Das Licht fällt von unten durch das Netz.
Die seitliche Aufnahme entsteht direkt (L_1), die von oben durch Reflexion am Spiegel (L_2).

3.2.1.3 Filmen der Tastläufe von Agelena

Hervorgerufen wurde das Tasten durch leichtes Berühren der Spinne, vornehmlich der Vorderbeine, mit einem Pinsel oder durch sanftes Anblasen der Spinne durch eine Pasteurpipette.

Tastläufe wurden ebenfalls auf der mit einem Netz überzogenen Plastikplatte durchgeführt.

Das Tasten wurde immer seitlich und von oben gleichzeitig gefilmt.

3.2.1.4 Filmen der Läufe von Sitticus

Die Läufe der Springspinnen erfolgten spontan. Kurz vor Beginn der Aufnahmen wurde die Spinne auf eine aufgerauhte Plastikplatte gesetzt, auf der sie sogleich hin und her lief. Geriet sie dabei in den Schärfebereich, wurde die Apparatur eingeschaltet.
Gefilmt wurde von der Seite und von oben gleichzeitig.

3.2.2 Auswertung

3.2.2.1 Laufstrecke, Laufrichtung, Laufgeschwindigkeit

Der entwickelte Film wurde auf eine weiße Fläche projiziert und Bild für Bild ausgewertet.

Hierbei wurde jeweils der Bildrand eines der nachfolgenden Bilder mit dem aufgezeichneten des ersten Bildes zur Deckung gebracht.
Das Hinterende des Opisthosomas wurde als Bezugspunkt definiert und aufgezeichnet, ebenso die Körperlängsachse.

Das Opisthosoma wird beim Lauf gelegentlich bis zu 25 Grad abgewinkelt. In diesem Falle wurde die Richtung des Prosomas als Richtung der Körperlängsachse angenommen.

Die Verbindung der Punkte, die das Opisthosomaende markieren, ergibt die Laufstrecke und die Laufrichtung. Aus der Laufstrecke und der Anzahl der Bilder/sec erhält man die Laufgeschwindigkeit. Halts gingen nicht in die Berechnung ein.

3.2.2.2 Beinbewegungen

Zur Charakterisierung der Bewegungsweise der verschiedenen Beinpaare wurden von einigen Läufen die Bewegungen der Beine relativ zum Körper herausgezeichnet (siehe Abb. 2a).

Um zu bestimmen, wann ein Bein abgehoben beziehungsweise aufgesetzt ist, wurden hierzu zusätzlich die Bewegungen der Beinenden relativ zur Umgebung herausgezeichnet (siehe Abb. 2b).

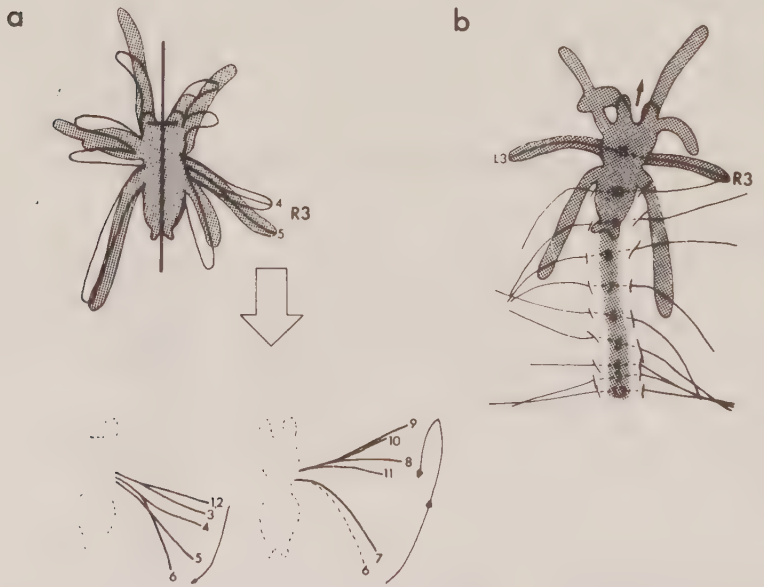


Abb. 2: Ermittlung der Bewegungsweise der Beine
(a) relativ zum Körper. Hierbei werden bei zeitlich aufeinanderfolgenden Bildern Vorderende und Körperlängsachse der Spinne übereinandergepaßt (siehe oben für das 4. und 5. Bild einer Bildfolge 1-11). Daraus ergibt sich die Bewegung der Beine relativ zum Körper (siehe unten ein Schritt des Beines R3).
(b) relativ zur Umgebung. Hierbei wird Bildrand auf Bildrand gepaßt, so daß der von dem Körper und den Beinen zurückgelegte Weg erkennbar wird (hier für L3 und R3 in der Bildfolge 1-11).
Aus (a) und (b) ergibt sich z.B. für R3, daß das Bein sich bereits wieder nach hinten bewegte, bevor es aufgesetzt wurde.

3.2.2.3 Horizontalwinkel

Zur Auswertung der Beinstellung relativ zur Körperlängsachse wird das Bild der Spinne auf eine Kreisscheibe projiziert. Dabei werden der Mittelpunkt des Prosoma mit dem Mittelpunkt der Scheibe und die Körperlängsachse mit einer Linie vom Mittelpunkt zur Peripherie der Scheibe zur Deckung gebracht.

Ein in der Mitte der Scheibe befestigter Zeiger kann durch Drehen wahlweise als Tangente an der Verlauf Coxa-Femur-Tibia eines Laufbeines oder aber als Verbindung Prosoma-Mittelpunkt zur Aufsatzstelle des Tarsus angelegt werden. Ersteres wurde bei der Messung der Horizontalwinkel der Ruhestellung angewandt (Abb. 3a). Bei den Beute- und Tastläufen wurde letztere Meßmethode angewandt (Abb. 3b), da es aus arbeitstechnischen Gründen günstiger und der hierbei entstehende Fehler gering ist.

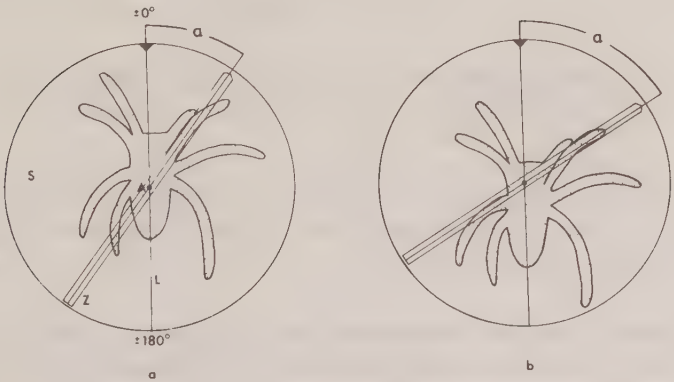


Abb. 3: Beispiel einer Messung des Horizontalwinkels. S Kreisscheibe, Z Zeiger, A Achse des Zeigers und des Potentiometers, L Linie vom Mittelpunkt zur Peripherie der Scheibe, α gemessener Horizontalwinkel. Die Projektion der Spinne ist im Verhältnis zur Kreisfläche zu groß dargestellt.
(a) Messen des Horizontalwinkels bei der Ruhestellung
(b) Messen des Horizontalwinkels bei Beute- und Tastläufen.

Der Zeiger ist an die Achse eines Präzisions-Potentiometers gekoppelt, an dem eine Gleichspannung anliegt. Drehen des Zeigers ändert die Ausgangsspannung (siehe Abb. 4) des Potentiometers. Jeder Spannung kann so ein bestimmter Winkel zugeordnet werden.

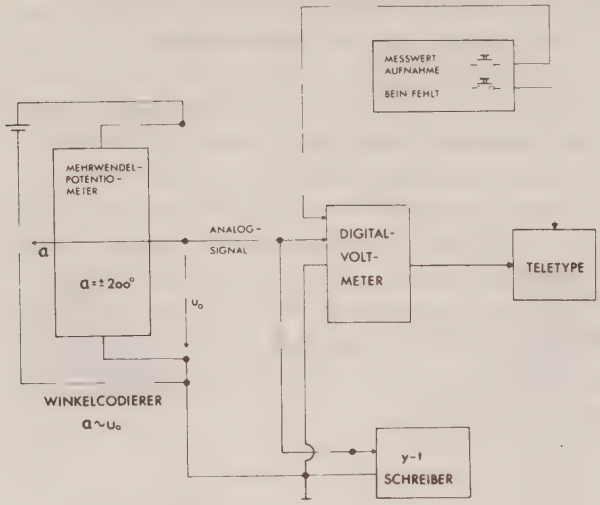


Abb. 4: Blockdiagramm des Aufbaus zur Messung der Horizontalwinkel.
Näheres siehe Text.

Die Spannung wird von einem Digitalvoltmeter angezeigt und über einen Parallel-Serienwandler an einen Teletype gegeben und ausgedruckt.

Zusätzlich kann die Ausgangsspannung des Potentiometers (und somit der Horizontalwinkel) von einem y-t-Schreiber direkt graphisch aufgezeichnet werden.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Ruhestellung und Lauf

4.1.1 Ergebnisse

4.1.1.1 Die Ruhestellung

Agelena baut horizontale Decknetze, die in einer trichterförmigen Röhre münden. In dieser oder vor dieser hält sich die Spinne meist auf.

Sie läuft nicht nach Beute suchend umher, wie zum Beispiel die Springspinne. Sie sitzt auf dem Netz und wartet, bis sich eine Beute im Netz befindet.

Während des Wartens nimmt Agelena eine bestimmte Haltung ein, die "Ruhestellung". Wartet sie irgendwo auf dem planen Netz, so hat sie die Beine radiär, ziemlich flach von sich gestreckt (siehe Abb. 5). Der Körper liegt flach auf dem Netz auf.

Der Horizontalwinkel und die Standardabweichung für die Ruhestellung auf dem planen Netz betragen:

BP1	18 ± 6 grd	Anzahl der Werte/Bein
BP2	51 ± 11	n = 60
BP3	104 ± 10	
BP4	152 ± 7	

Es wurden sowohl das rechte wie das linke Bein eines Beinpaares erfaßt, da die Beute in der Ruhestellung spiegelsymmetrisch stehen. Das zeigt sich, wenn die Differenz der Winkel der beiden Beine eines Beinpaares gebildet wird:

BP1	6	±	5 grd
BP2	10	±	7
BP3	12	±	9
BP4	8	±	7

Anzahl der Werte/Beinpaar
n = 30.

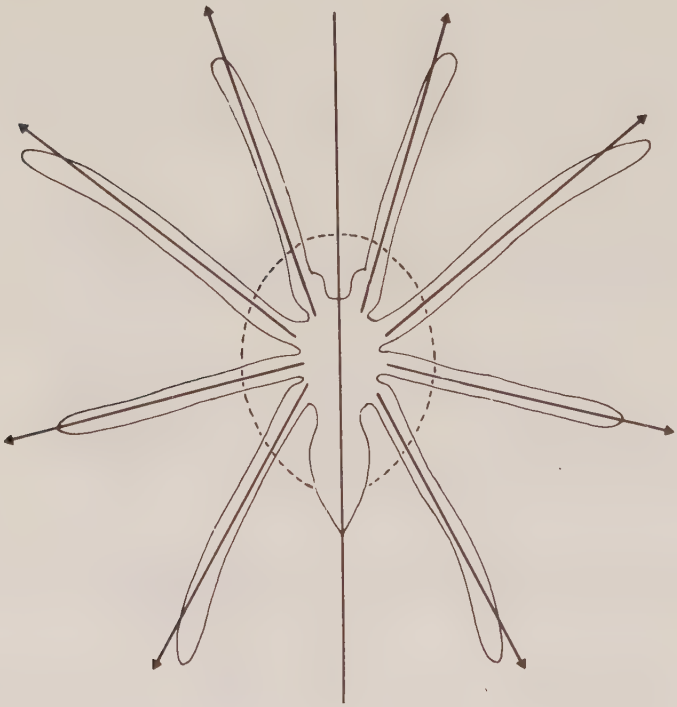


Abb. 5: Ruhestellung von Agelena auf dem planen Netz. Die gestrichelte Linie deutet den Bereich der Beine an, in dem bei der Messung des Horizontalwinkels die Tangente an das Bein angelegt wurde (Abb. 3a).

4.1.1.2 Der Lauf

4.1.1.2.1 Laufspur

Sowohl Agelena als auch Sitticus laufen im allgemeinen nicht geradlinig. Die Läufe pendeln um eine mittlere Laufrichtung (siehe auch Görner, 1972).

Die Richtung der Körperlängsachse stimmt meist nicht mit der momentanen Laufrichtung überein. Sie weicht häufig von dieser bis zu einem Winkel von $\pm$ 30° ab. Es kommen aber auch größere Winkelabweichungen vor. Es scheint die Tendenz zu bestehen, die Richtung der Körperlängsachse über längere Strecken hinweg konstant zu halten. Dadurch ändert sich der Winkel zwischen Körperlängsachse und mittlerer Laufrichtung ständig. Häufig stimmt die Richtung der Körperlängsachse relativ gut mit der mittleren Laufrichtung überein. Besonders bei höheren Laufgeschwindigkeiten scheint das der Fall zu sein. Auch scheint hier das Pendeln geringer zu werden.

4.1.1.2.2 Laufgeschwindigkeit

Die Laufgeschwindigkeit von Agelena liegt zwischen 0 und 45 cm/sec. Das ist sowohl bei intakten Agelenen der Fall wie bei Agelenen, denen ein Bl fehlt. Auch Läufe, die nicht auf dem Netz, sondern am Netz hängend durchgeführt wurden, sind im Mittel bei intakten wie bei defekten Tieren ebenso schnell. Die mittleren Laufgeschwindigkeiten gibt die folgende Tabelle:

		Laufgeschwindigkeit (cm/sec)	Anzahl der Läufe	Anzahl der Tiere
AG/B+T	intakt	23 ± 9	42	9
	defekt	21 ± 9	19	5
SI	intakt	10 ± 5	21	2

4.1.1.2.3 Der Halt

Der Lauf der Spinnen wird im allgemeinen als ruckartig beschrieben (siehe z.B. Ehlers, 1939). Das ist auf Halts zurückzuführen, die den Lauf unterbrechen. Ein solcher Halt kann viele Minuten lang dauern. Die kürzesten Halts dauern so kurz, daß sie mit bloßem Auge nicht zu bemerken sind. Diese Halts wurden näher untersucht.

Im Gegensatz zur Ruhestellung nehmen die Beine beim Halt jede Winkelstellung in der Horizontale ein, die auch beim Lauf vorkommt. Die Spinnen unterbrechen ihre Läufe, indem sie in ihrer momentanen Bewegungsphase kurz "einfrieren". Das stimmt für die Horizontalwinkel. Beim Vertikalwinkel ist es nicht der Fall: Alle Beine werden auf das Netz beziehungsweise auf die Platte gesenkt. Zusätzlich erfolgt bei länger andauernden Halts ein Absinken des Körpers auf die Platte oder das Netz.

Wird der Lauf fortgesetzt, fährt jedes Bein in seiner Bewegungsphase fort, als sei kein Halt erfolgt. Das läßt sich besonders gut bei denjenigen Beinen erkennen, die sich zu Beginn des Halts soeben in Protraktion befanden (siehe Abb. 6: BP2, Abb. 7: L3). Ipsilaterale Schrittfolgen werden über den Halt hinweg fortgesetzt.

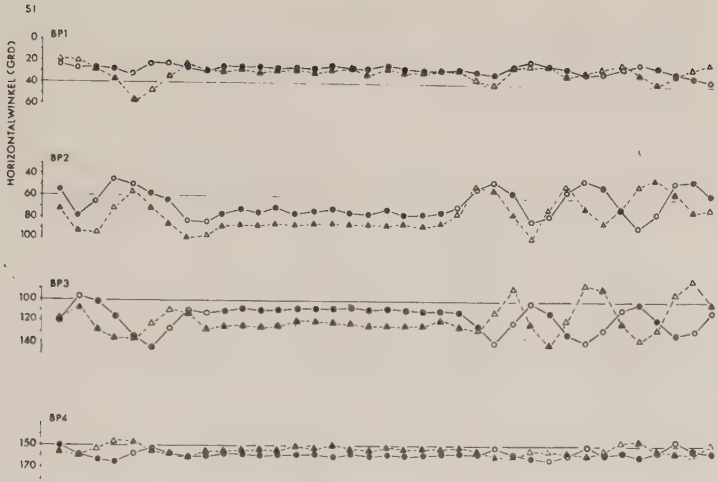


Abb. 6: Der Lauf von Sitticus. Bildfolge von links nach rechts (152 Bilder/sec). Es sind die Horizontalwinkel für jedes Bild aufgetragen. Je kleiner der Winkel, desto weiter vorn befindet sich das Bein. Jeweils 1 Bild pro Symbol:
Kreis - rechtes Bein, Dreieck - linkes Bein.
Symbol ausgefüllt - Bein aufgesetzt,
Symbol leer - Bein abgehoben.
Ob ein Bein abgehoben oder aufgesetzt war, wurde den seitlichen Aufnahmen dieses Laufes entnommen.

Die Laufgeschwindigkeit vor und nach einem Halt kann beträchtlich variieren. Beschleunigungs- und Verzögerungsphasen sind sehr kurz (einige msec), deshalb ist es schwierig, sie zu analysieren. Bei der Rekonstruktion des Laufweges wurden für die mit bloßem Auge nicht zu erkennenden Halts folgende mittlere Haltdauern ermittelt:

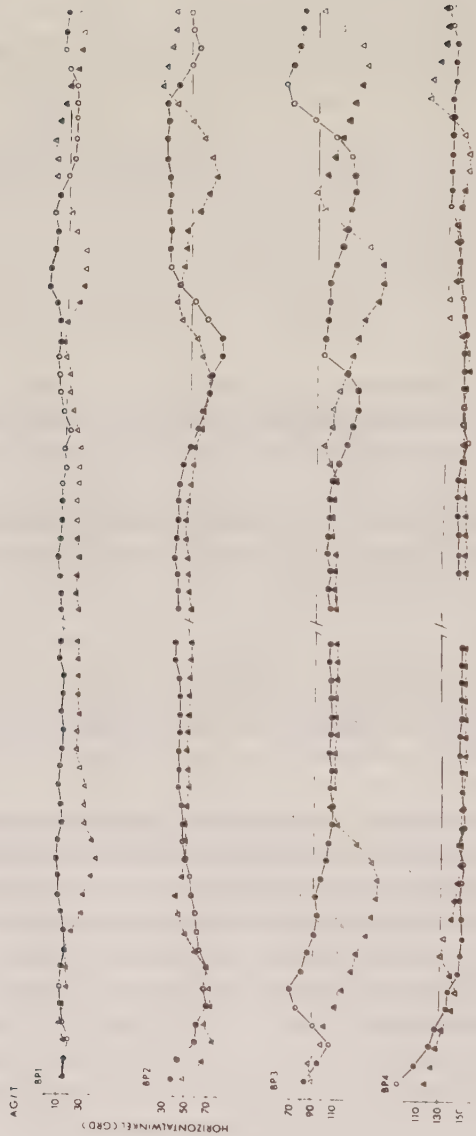


Abb. 7: Tastlauf von Agelena. Bildfolge von links nach rechts (152 Bilder/sec). Elf Bilder während des Halts wurden weggelassen (—/ /—). Näheres siehe Legende zu Abb. 6.

	Haltdauer (msec)	Anzahl der Halts	Tiere
Agelena, intakt	128 ± 104	10	6
Agelena, 1 Bein fehlt	165 ± 63	9	3
Agelena, 2 Beine fehlen	289 ± 120	7	1
Sitticus, intakt	123 ± 111	10	2

Mit dem t-Test läßt sich zeigen, daß für die Agelena mit zwei fehlenden Beinen die mittlere Haltdauer signifikant ($p < 0.02$) länger ist als die Haltdauer von intakten Tieren oder Tieren, denen nur ein Bein fehlt.

Die minimale Laufstrecke zwischen zwei Halts beträgt bei

	Laufstrecke (mm)	Anzahl der Halts	Tiere
Agelena, intakt	18 ± 8	13	7
defekt	16 ± 7	11	4
Sitticus	9 ± 3	7	2

4.1.1.3 Die Beinbewegungen

Der Ablauf der Beinbewegungen ist von Tier zu Tier, von Schritt zu Schritt sehr variabel. Hiermit geht einher, daß die Bewegungsrichtung der Tiere i.a. nicht, wie schon oben gesagt, mit der Richtung der Körperlängsachse übereinstimmt. Die Folge ist: Gegenüberliegende, also contralaterale Beine führen meist keine spiegelbildlich identischen Bewegungen aus (siehe Abb. 8).

Es lassen sich jedoch, je nach Beinpaar, allgemeine Bewegungstypen beschreiben:

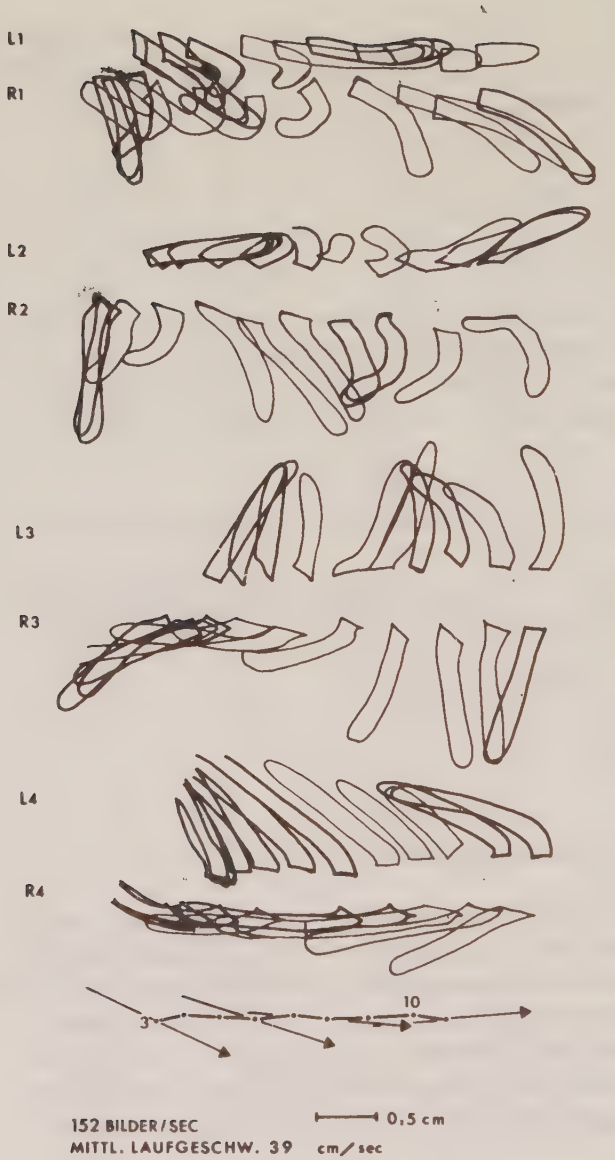


Abb. 8: Beutelauf von Agelena. Beinbewegungen der vier Beinpaare von oben gesehen. Der zwischen den Beinen liegende graue Streifen symbolisiert jeweils den Körper. Laufrichtung von links nach rechts Kräftiger Strich-Bein aufgesetzt, dünner Strich - Bein abgehoben. Ganz unten: Laufspur. Pfeil - Körperlängsachse. Jeweils 1 Bild pro Punkt.

4.1.1.3.1 Die Beinbewegungen während des Beutelaufs (siehe Abb. 9)

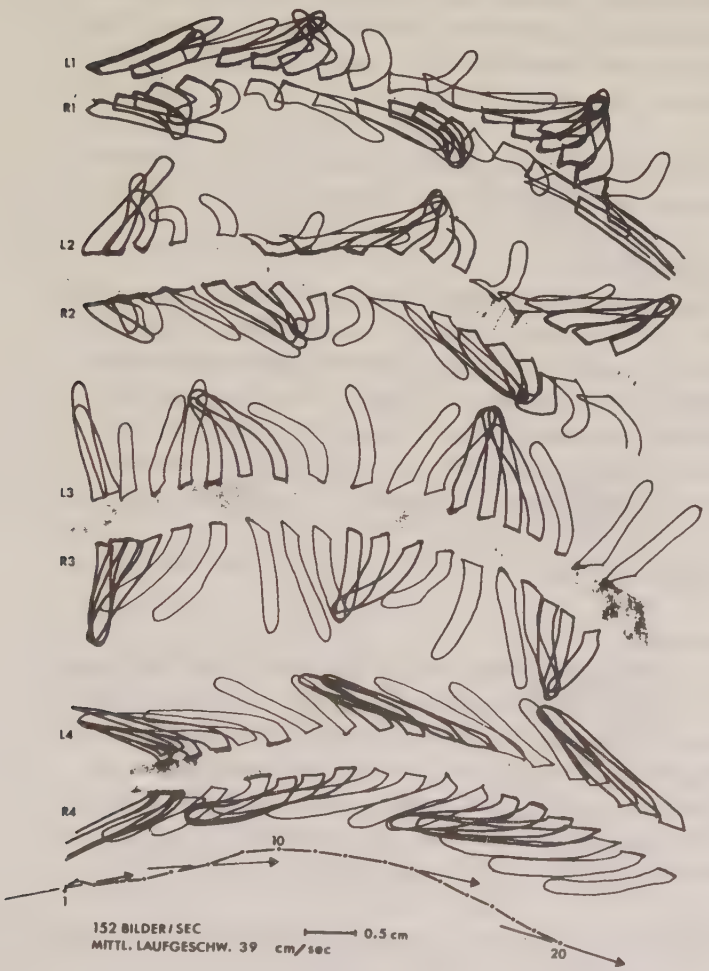


Abb. 9: Beutelauf von Agelena. Näheres siehe Legende zu Abb. 8.

1. Beinpaar
Die Beine sind schräg nach vorn gerichtet. Während das Bein nach vorn gestreckt wird, erhebt es sich nicht über Körperhöhe (siehe Abb. 10b). Es wird an den Körper herangezogen, ohne daß sich der Winkel in der Horizontalen sehr ändert. Allein der distale Teil des Beines kann ausschwingen.

Die Beine leisten also Arbeit, wenn sie sich krümmen. Sie ziehen den Körper zu sich heran.

2. Beinpaar
Die Beine sind schräg nach vorn gerichtet, jedoch nicht so sehr wie das erste Beinpaar. Der Winkel zwischen Bein und Körperlängsachse in Körpernähe wird während des Laufes mehr als beim 1. und 4., weniger als beim 3. Beinpaar verändert. Der distale Teil des Beines schwingt weit aus. Während der Protraktion wird das Bein nicht über Körperhöhe gehoben (siehe Abb. 10b).

Die Bewegungsweise der 2. Beine gleicht der von Rudern.

3. Beinpaar
Beim 3. Beinpaar ist der Winkelbereich in der Horizontale von allen vier Beinpaaren am größten. Die Beine schwingen mehr oder weniger um die Querachse zur Körperlängsachse. Während der Retraktion wird das Bein kaum an den Körper herangezogen. Das distale Beinende schwingt wenig mehr aus als der proximale Teil, so daß das Bein immer nur leicht gebogen erscheint.

Die Bewegungsweise der 3. Beine gleicht der von Rudern.

4. Beinpaar
Die Beine sind schräg nach hinten gerichtet. Der Winkel zwischen Bein und Körperlängsachse wird über die ganze Länge des Beines nur gering variiert. Das Bein

wird während der Retraktion nach hinten gestreckt, während der Protraktion an den Körper herangezogen.
Die Beine leisten also Arbeit, wenn sie sich strecken.
Sie schieben den Körper nach vorn.

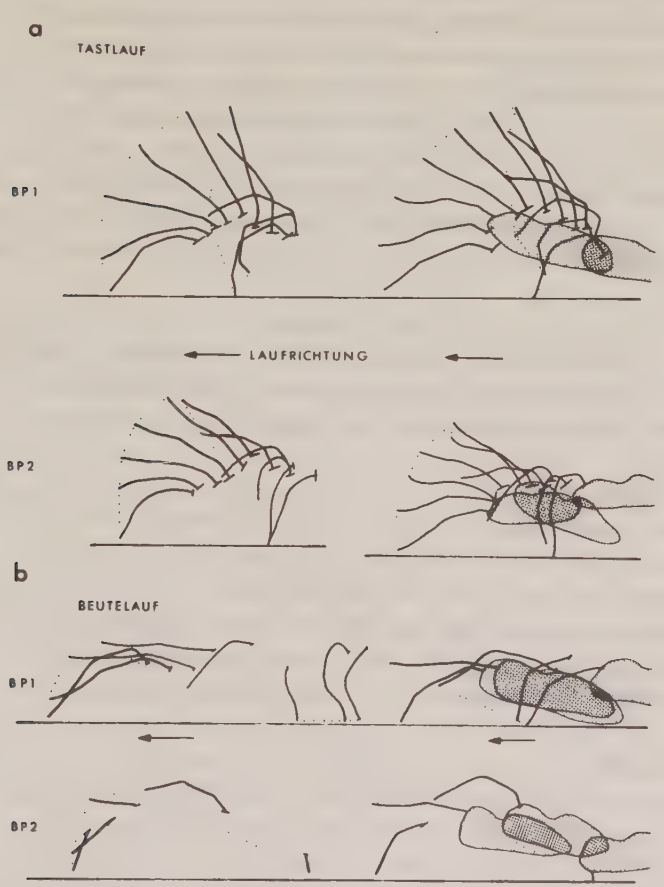


Abb. 10: Bewegungsablauf beim (a) Tastlauf, (b) Beutelauf; jeweils oben: Beinpaar 1, unten: Beinpaar 2. Blick von der Seite. Laufrichtung von rechts nach links. Bewegungsphasen nicht in zeitgleichen Abständen.

4.1.1.3.2 Die Beinbewegungen während des Tastlaufs

Der Tastlauf kann mehr oder weniger stark ausgeprägt sein. Es scheint fließende Übergänge zwischen dem Beutelauf und dem Tastlauf zu geben. Es kann zum einen nur mit dem BP1 getastet werden, es kann zum anderen aber auch mit dem BP1 und dem BP2 getastet werden. Zusätzlich zeigen sich fließende Übergänge in der Höhe, in die die tastenden Beine gehoben werden. Die Höhe kann von Lauf zu Lauf, aber auch von Schritt zu Schritt sehr verschieden sein. Mit geringer Höhe geht aber immer einher, daß das BP2 wenig oder gar nicht tastet.

Die Beinpaare 3 und 4 scheinen immer nur normale Laufunktion zu erfüllen. Ihre Bewegungen sind während des Tastlaufs die gleichen wie während des Beutelaufs.

1. Beinpaar
Das Bein wird gekrümmt gehoben, ist im Scheitelpunkt gestreckt und senkt sich dann langsam. Erst zum Schluß wird es leicht gekrümmt (siehe Abb. 10a). Während des ganzen Bewegungszyklus sind die Beine ziemlich weit nach vorn gestreckt, der Winkel in der Horizontale ändert sich kaum.

2. Beinpaar
Das Bein steht seitlicher als das BP1. Auch hier wird das Bein gekrümmt angehoben. Es streckt sich dann und wird langsam mehr oder weniger gestreckt aufgesetzt (siehe Abb. 10a). Bereits während das Bein angehoben wird, wird es nach vorn bewegt. Es hält diese Bewegung bei, während es gesenkt wird.

Als Tastlauf wurden nur solche Läufe gewertet, bei denen die dafür typischen Bewegungen auf den seitlichen Aufnahmen deutlich ausgeprägt waren.

4.1.2 Diskussion

4.1.2.1 Die Ruhestellung

Die Ruhestellung ist eine Stellung, bei der Agelena unter gleichbleibenden Bedingungen auch ziemlich konstante Horizontalwinkel einnimmt. Die Standardabweichungen sind erstaunlich gering.

Diese festen Werte legen nahe, daß ihnen irgendeine Bedeutung zukommt. Die Frage ist: Welche Bedeutung kommt der Ruhestellung zu?

Die Ruhestellung ist zunächst einmal tatsächlich Ruhe-Stellung, sollte also wenig Energie verbrauchen. Sie ist Lauerstellung, sollte also eine gute Ortung der Beute ermöglichen. Außerdem ist die Ruhestellung Startstellung, sollte also einen schnellen Start ohne lange Vorbereitungen ermöglichen (siehe hierzu auch 6.1).

Sucht also Agelena den Horizontalwinkel konstant zu halten? Zunächst muß es so scheinen. Sitzt Agelena jedoch in ihrer Trichterröhre, so weisen die Beinpaare 1 und 2 viel weiter nach vorn, die Beinpaare 3 und 4 viel weiter nach hinten als auf dem planen Netz. Die Beine sind oft etwas mehr angezogen. Das ergibt sich aus vielen Beobachtungen. Messungen liegen hierzu nicht vor.

Wieso ändert Agelena hier die Beinstellung? Stellt man sich die enge Trichterröhre vor, so müßten die BP3 und BP4, wollte Agelena die gleiche Winkelstellung wie auf dem planen Netz beibehalten, entweder sehr nahe an den Körper gekrümmt werden oder aber die Beine müßten hoch über den Körper gestreckt werden.

Versucht also Agelena den Vertikalwinkel oder ein Verhältnis von Vertikal- zu Horizontalwinkel und/oder die Streckung der Beine konstant zu halten?
Auch zusätzliche Daten erhellen den Sachverhalt nicht wesentlich: Ruhestellung, Agelena am Netzrand sitzend:

	Horizontalwinkel und Standardabweichung (grd)		
	randfreie Körperseite	randnahe Körperseite	Differenz
BP1	20 ± 8	15 ± 6	8 ± 7
BP2	52 ± 9	47 ± 10	10 ± 9
BP3	99 ± 10	104 ± 13	11 ± 8
BP4	152 ± 9	156 ± 7	10 ± 8
Anzahl der Werte n	21	21	21

Sitzt die Spinne am Rande des Netzes, mit ihrer Körperlängsachse parallel zum begrenzenden Holz- oder Plexiglasrand, so nehmen die Beine der beiden Körperseiten keine rein spiegelsymmetrische Stellung mehr ein. Statistisch signifikant ist das jedoch nur bei den contralateralen B1 (t-Test, $0.05 > p > 0.01$). Auch sind die Differenzen zwischen contralateralen Beinen nicht wesentlich höher als bei der Ruhestellung auf dem planen Netz.

Wie bei der Spinne in der Trichterröhre sind auf der randnahen Seite die B1 und B2 weiter nach vorn, B3 und B4 weiter nach hinten gerichtet als bei der Ruhestellung auf dem planen Netz. Statistisch signifikant aber unterscheiden sich lediglich die Horizontalwinkel der BP4 (t-Test, $0.05 > p > 0.01$ planes Netz-Netzrand).

Auch am Netzrand zieht sich das Netz, ähnlich wie bei der Trichterröhre, in die Höhe. Es scheint also hier der gleiche Effekt vorzuliegen.

Die Standardabweichungen sind für die BP2 und BP3 in allen Fällen höher als für die BP1 und BP4. Auch die Winkeldifferenzen sind bei den mittleren Beinpaaren größer. Das heißt, bei den mittleren Beinpaaren wird ein fester Winkelwert und die Spiegelsymmetrie der contralateralen Beine weniger genau eingehalten.

Eine Erklärung hierzu läßt sich zunächst nicht finden. Zwar fällt auf, daß auch die Schwingungsweiten bei den BP2 und BP3 am größten sind (siehe Abschnitt 4.4). Welcher Art aber ein Zusammenhang hiermit sein könnte, ist unklar.

4.1.2.2 Der Halt

Die Funktion des Halts soll hier nicht näher diskutiert werden. Hierzu siehe die Abschnitte 5.3 und 6.1.

Es ist schwer, genau festzustellen, wann der Halt beginnt und wann er endet. Doch ist das ein systematischer Fehler, der sich auf die Absolutwerte, nicht aber auf die Unterschiede zwischen den verschiedenen Haltdauern auswirkt.

Schwerwiegender ist, daß die obere Grenze der Haltdauern recht willkürlich gesetzt ist. Wie bereits gesagt, können Halts sehr lange dauern. Sobald nun für den Experimentator erkennbar wurde, daß die Spinne im Lauf innegehalten hatte, wurde die Kamera gestoppt. Es wurde hier also willkürlich eine Cäsur gesetzt, die vielleicht, je nach Verfassung des Experimentators, nicht immer gleich war.

Die Mittelwerte der Haltdauern scheinen aber nicht unsinnig zu sein: Die kürzeste Haltdauer einer intakten Agelena beträgt 40msec, die der (intakten) Springspinne 45msec, die einer defekten Agelena 85 msec.

Die Haltdauer kann nicht unmittelbar mit der Laufgeschwindigkeit und der Laufstrecke zwischen zwei Halts korreliert sein. Das zeigt sich schon daran, daß ein Halt außerordentlich lang dauern kann (mindestens bis zu einer halben Stunde).

4.2 Schrittfolge

4.2.1 Ergebnisse

Die Schrittfolge der Beine einer Körperseite wurde festgestellt. D.M. Wilson (1967) definiert die Schrittfolge (gait, stepping sequence) so: "A gait may be defined for one side as any pattern arising from the repetitive or cyclic use of legs in which each leg is used exactly once per cycle. Then if one excludes cases with synchronous leg movement, the six possible gaits for four legs are 4123, 4312, 4132, 4213, 4231, 4321."

Tabelle 1 gibt die verschiedenen Schrittfolgen S und die Häufigkeit ihres Auftretens n an.
Aufgeführt sind nur Schrittfolgen, bei denen, nach Wilson's Definition, alle vier Beine einer Körperseite vorkommen. Alle sonstigen Schrittfolgen sind als "Rest" zusammengefaßt und nicht näher bezeichnet.

Tabelle 1

SI		AG/B		AG/T		AG/F v.S.		AG/F uS.	
S	n	S	n	S	n	S	n	S	n
4231	26	4231	37	4312	16	4231	27	432	18
4132	16	4213	14	4132	7	4312	10	423	14
4312	14	4132	13	4231	4	4213	4		
4213	8	4123	7	4123	2	4132	3		
4321	2	4312	5	4213	1				
		4321	2						
Summe	66		78		30		44		32
Rest	30		33		20		16		14

Wurden mehrere Beine gleichzeitig, d.h. im gleichen Bild abgehoben, so wurden sie so gewertet, als ob die Beine nacheinander abgehoben worden wären. Wurden zum Beispiel Bein 2 und Bein 4 mehrere Male gleichzeitig abgehoben, so wurden sie abwechselnd als Reihenfolge 2 4 und 4 2 gewertet (siehe Abb. 11, 12, 13).
Dies erfolgte einerseits, um die Schrittfolge auf sechs mögliche Typen beschränkt zu halten, andererseits, um Vergleichbarkeit der Daten zu gewährleisten.

Tabelle 2 zeigt, wie oft tatsächlich gleichzeitiges Abheben zweier Beine erfolgte:

Tabelle 2

Häufigkeit / Schrittfolge	SI	AG/B	AG/T	AG/F vollst. S.
(13)	14	8	3	2
1 3	5	13	4	3
3 1	13	16	12	13
(24)	13	14	5	5
2 4	13	8	11	5
4 2	13	20	3	8
(12)	3			
1 2	20			
2 1	12			

mit Klammern: gleichzeitig abgehoben

ohne Klammern: nacheinander abgehoben

Für die Häufigkeitsverteilungen der verschiedenen Gruppen wurde der Kolmogorov-Smirnov-Test (Siegel, 1956) durchgeführt:

AG/B -AG/T	$p < 0.001$
AG/T -AG/F/vollst.S.	$p < 0.001$
SI -AG/T	$0.01 < p < 0.02$
AG/B -AG/F/v.S.	$0.05 < p < 0.10$
SI -AG/F/v.S.	$0.05 < p < 0.10$
SI -AG/B	$0.20 < p < 0.30$

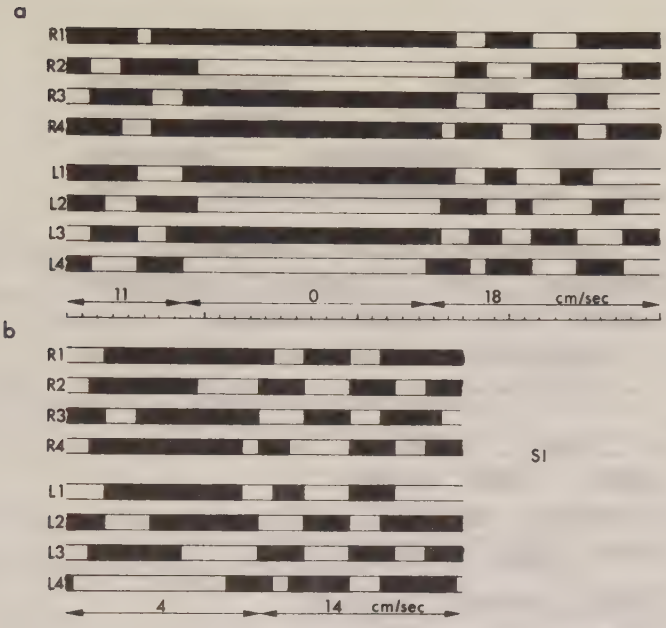


Abb. 11: Zwei Läufe von Sitticus. Retraktion (schwarzer Balken) und Protraktion (weißer Balken) für alle Beine. Darunter: mittlere Laufgeschwindigkeit (cm/sec). Darunter: Bildzahl, von Strich zu Strich = 1 Bild = 6,6msec bei 152 Bildern/sec.
Für die Feststellung der Schrittfolge wurde der Beginn der Protraktion gewählt, hier: der Übergang vom schwarzen zum weißen Balken. Demnach ergibt sich für die Beine der rechten Körperseite die Folge: 241324(13) 24(31)(24)1, für die Beine der linken Körperseite: 42(13)4231 4231(42)31(24). Dabei wurden die in Klammern stehenden Beine, die gleichzeitig abgehoben wurden, bereits abwechselnd als z.B. (13) und (31) geschrieben. Hieraus werden die Schrittfolgen auf folgende Art ermittelt: die ersten vier Beine der rechten Körperseite, nämlich 2413, bilden die erste Schrittfolge. Der Übersicht wegen werden sie so umgeschrieben, daß die Folge mit dem vierten Bein beginnt: 4132. Das ist möglich, da ein Zyklus keinen bestimmten Beginn hat. Es werden somit die Folgen 2413, 1324, 3241 alle als die Folge 4132 betrachtet. Aus diesem Grunde auch wird nun zur Ermittlung der nächsten Schrittfolge der erste Schritt (2) weggelassen, der fünfte (2) hinzugenommen. Es er-

Fortsetzung der Legende 11 auf Seite 34!

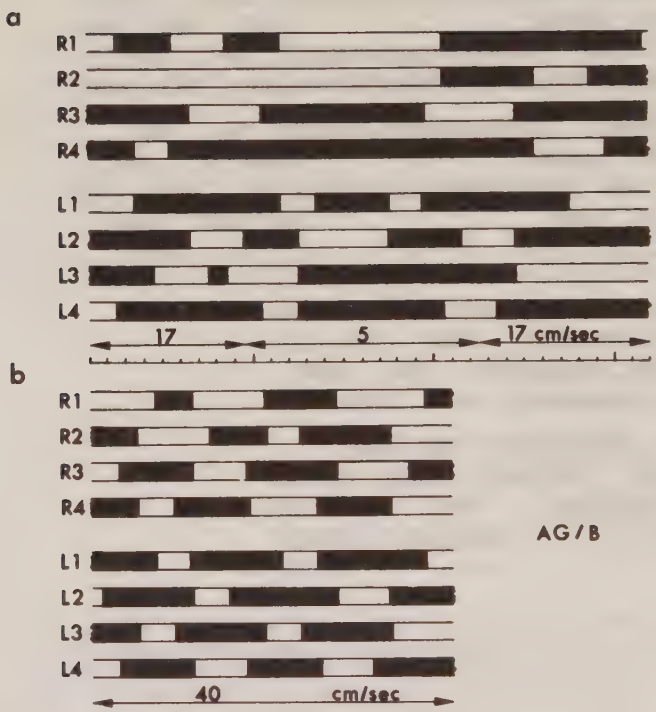


Abb. 12: Zwei Beuteläufe von Agelena. 152 Bilder/sec. Näheres siehe Legende zu Abb. 11.

Fortsetzung der Legende zu Abb. 11:

gibt sich wiederum die Schrittfolge 4132. Der nächste wäre dann 1324 oder umgeschrieben 4132. So ergeben sich für diesen Lauf einer Springspinne folgende Schrittfolgen: rechte Körperseite: 12 x 4132, linke Körperseite: 3 x 4213, 1 x 4233 (Rest), 5 x 4231, 1 x 3122 (Rest), 5 x 4312.

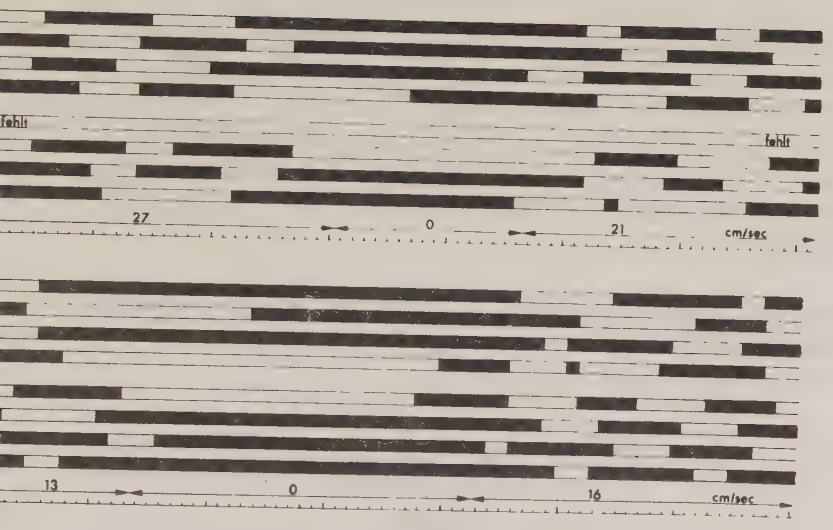


Abb. 13a: Beutelauf einer Agelena mit fehlendem L1.
Unten: Bildzahl: von Strich zu Strich =
1 Bild = 5,6 msec bei 179 Bilder/sec.
b: Tastlauf einer Agelena. 152 Bilder/sec.
Näheres siehe Legende zu Abb. 11.

Schrittfolgen wechseln innerhalb eines Laufes. Selten wird eine Schrittfolge den ganzen Lauf über beibehalten.

Beim Wechsel von einer Schrittfolge zu einer anderen treten häufig Folgen auf, bei denen eines der vier Beine einer Körperseite nicht abgehoben wird, ein anderes dagegen zweimal. Solche Schrittfolgen können auch mehrere Male nacheinander erfolgen. Sie sind, wie oben erwähnt, als Rest zusammengefaßt. Der Rest macht jeweils ca. ein Drittel aller auftretenden Schrittfolgen aus. Er besteht aus 34 verschiedenen Schrittfolge-Kombinationen, von denen die Folgen 4233 und 3122 am häufigsten sind.

Rechte und linke Körperseite laufen meist mit verschiedenen Schrittfolgen. Folgende Schrittfolgekombinationen treten am häufigsten auf:

SI	AG/B	AG/T	AG/F
4231-4132	4231-4231	4312-4132	4231-432
4231-4312	4213-4132	4132-4123	4312-432
4312-4132	4132-4123	4312-4312	4231-423

Diese Kombinationen machen zusammen jeweils etwa 70 Prozent aller Schrittfolgekombinationen aus. Sie setzen sich aus den am häufigsten auftretenden Schrittfolgen zusammen.
Ein Wechsel von einer Schrittfolge zur nächsten erfolgt sowohl nur auf einer Körperseite wie auch auf beiden Körperseiten gleichzeitig.

4.2.2 Diskussion

Beim Vergleich von Beute- und Tastlauf der Agelena zeigen sich also interessanterweise nicht nur Unterschiede in der Bewegungsweise der ersten und zweiten Beinpaare, sondern auch Unterschiede bei der Schrittfolge. Es ist anzunehmen, daß es auch hier, wie bei dem Bewegungsablauf der Beine, fließende Übergänge zwischen Beute- und Tastlauf gibt. Dies deutet sich bereits darin an, daß die Unterschiede zwischen Beute- und Tastlauf nicht in den Schrittfolgen selbst, sondern nur in deren unterschiedlicher Häufigkeitsverteilung liegen.

Der Kolmogorov-Smirnov-Test zeigt: Die zwischenartlichen Unterschiede in der Schrittfolge zwischen Agelena und Sitticus beim Lauf im gleichen physiologischen Zustand (Beutelauf) sind bei weitem weniger signifikant als bei Agelena die innerartlichen Unterschiede beim Lauf in verschiedener Stimmung (Beutelauf - Tastlauf).
Ein Vergleich mit den Schrittfolgen einer Tarantel (wahrscheinlich Dugesiella hentzi, Wilson, 1967) (siehe Tab. 3) zeigt: Die häufigste Schrittfolge beim Lauf der Tarantel (4231) ist auch die häufigste Schrittfolge beim Beutelauf von Agelena. Die zweithäufigste Schrittfolge der Tarantel (4312) ist die häufigste Schrittfolge beim Tastlauf von Agelena.

Die Angaben Wilson's lassen keine sicheren Rückschlüsse zu, ob sich die Tarantel beim Lauf in jeweils gleicher Stimmung befand und in welcher Stimmung sie sich befand: "The animals were allowed, or stimulated, to walk in a graduated area..".
Daher ist es nicht möglich, mit Hilfe des Vergleichs weitergehende Aussagen zu machen.

Tabelle 3

Häufigkeit / Schrittfolge	AG/B		AG/T		SI		Tarantel (Wilson 1967)	
4231	47.4 %	1.	13.3 %	3.	39.4 %	1.	74.1 %	1.
4213	17.9	2.	3.3	5.	12.1	4.	3.1	5.
4132	16.7	3.	23.3	2.	24.2	2.	8.1	3.
4123	9.0	4.	6.7	4.	21.2	3.	5.2	4.
4312	6.4	5.	53.3	1.	3.0	5.	9.2	2.
4321	2.6	6.					1.9	6.

Sind die Läufe der Tarantel in Beute- oder in Taststimmung erfolgt, wäre der Schluß möglich, daß die Unterschiede bei der Schrittfolge auf Unterschieden zwischen Agelena und der Tarantel beruhen.
Sind die Läufe der Tarantel in verschiedenen Stimmungen erfolgt, so besteht die Möglichkeit, daß die Unterschiede zwischen Agelena und der Tarantel lediglich auf diesen unterschiedlichen Versuchsbedingungen beruhen.

Dieses Beispiel zeigt, daß es bei künftigen Untersuchungen, zumindest bei den Arachniden, notwendig sein wird, die "Stimmung" der Tiere zu beachten. Auch bei den weiteren Arbeiten zum Lauf der Spinnen ist die Reizsituation nicht klar (Land, 1972, Jacobi-Kleemann, 1953, Bethe, 1930).

Der Einwand könnte gemacht werden, daß die Unterschiede zwischen Tast- und Beutelauf lediglich dadurch entstehen, daß Tastläufe i.a. langsamer als Beuteläufe verlaufen. Und in verschiedenen Geschwindigkeitsbereichen könnten verschiedene Schrittfolgen bevorzugt auftreten, wie dies von einigen Insekten und Krebsen bekannt ist (siehe z.B. Wendler, 1964, Delcomyn, 1971, Barnes, 1975).

Das ist nicht der Fall. Ein Vergleich der Beute- und Tastläufe mit Laufgeschwindigkeiten bis zu 25 cm/sec zeigt einen signifikanten Unterschied in der Schrittfolge (Kolmogrov-Smirnov-Test, $0.01 > p > 0.001$). Eine Bevorzugung bestimmter Schrittfolgen in verschiedenen Geschwindigkeitsbereichen beim Beutelauf läßt sich mit dem vorliegenden Material nicht nachweisen (Kolmogorov-Smirnov-Test, $0.20 < p < 0.30$). Auch Wilson (1967) konnte für die Tarantel eine solche Korrelation nicht nachweisen, während Jacobi-Kleemann (1953) der Diagonalrhythmus der Kreuzspinne Aranea diadema bei höheren Geschwindigkeiten "reiner" erschien.

Der Vergleich mit dem Lauf der Tarantel zeigt weiterhin, daß die häufigste Schrittfolge hier 74 Prozent ausmacht, die häufigste bei Sitticus aber lediglich 39 Prozent, bei Agelena 47 Prozent (Beutelauf) beziehungsweise 53 Prozent (Tastlauf). Die Häufigkeiten für die restlichen Schrittfolgen liegen bei der Tarantel alle unter 10 Prozent, während bei den hier untersuchten Arten die Häufigkeit für die zweithäufigste Schrittfolge noch um 20 Prozent, für die dritthäufigste noch um 15 Prozent beträgt.
Die Bevorzugung einer bestimmten Schrittfolge ist also bei Agelena und Sitticus sehr viel geringer als bei der Tarantel.
Auch macht der "Rest" etwa ein Drittel aller Schrittfolgen aus.

Dies scheint mir ein hoher Anteil zu sein. Allerdings sind Vergleiche mit anderen Tieren nicht möglich, da Angaben hierzu im allgemeinen nicht gemacht werden. Insgesamt aber weisen die Ergebnisse bei den Schrittfolgen auf eine hohe Variabilität beim Lauf von Agelena und Sitticus hin.

Rechte und linke Körperseite sind anscheinend nicht fest miteinander gekoppelt. Das zeigt sich erstens daran, daß es verschiedene Schrittfolgekombinationen gibt, zweitens daran, daß der Wechsel von einer Schrittfolge zu einer anderen auch auf einer Körperseite allein erfolgt.

4.3 Protraktions-, Retraktions- und Schrittdauer

4.3.1 Ergebnisse

Die Erhöhung der Laufgeschwindigkeit muß der Erhöhung der Winkelgeschwindigkeit während der Retraktion proportional sein. Prinzipiell bestehen folgende Möglichkeiten, um die Laufgeschwindigkeit zu erhöhen:

(a) Schrittdauer erniedrigen (= Erhöhung der Schrittfrequenz), Schrittlänge const.
(b) Schrittdauer const., Schrittlänge erhöhen.

Sowohl bei (a) wie bei (b) erhöht sich die Winkelgeschwindigkeit. Natürlich sind auch Kombinationen aus (a) und (b) möglich.

Um eine Vorstellung darüber zu erhalten, wie Spinnen eine Modulierung der Laufgeschwindigkeit erreichen, wurden neben der Schwingungsweite (folgender Abschnitt) Protraktions-, Retraktions- und Schrittdauer untersucht.

Die Streuung der Einzelwerte ist hoch (Abb. 14). Aus der Analyse der Beinbewegungen geht hervor, daß die Beine nach vorn bewegt werden, sobald sie angehoben werden. Das bedeutet, daß die Streuung nicht auf Messungenauigkeit zurückgeführt werden kann.

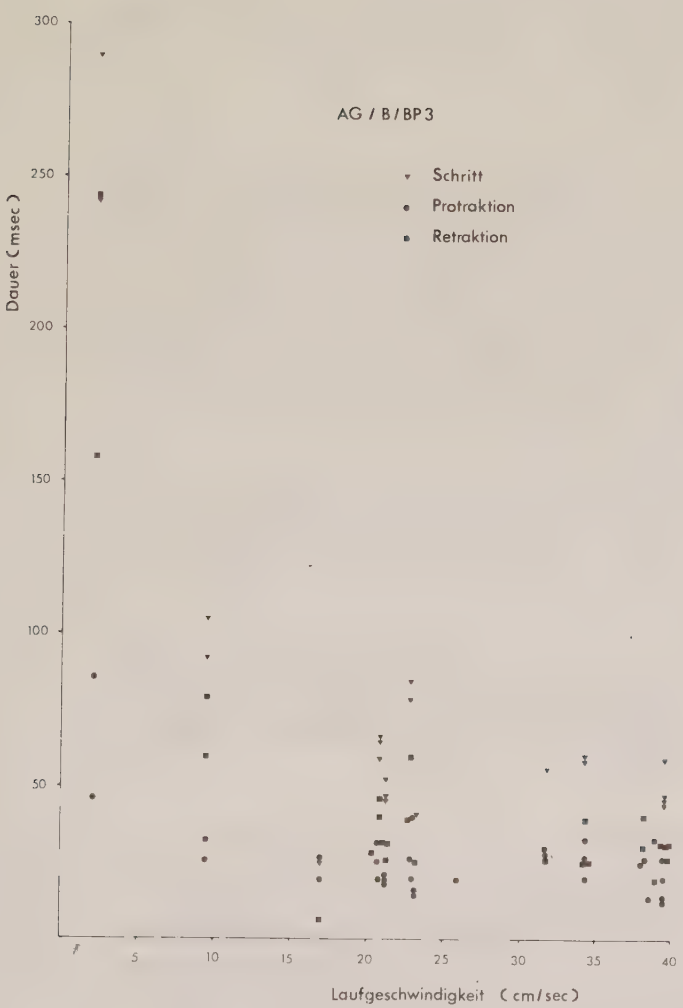


Abb. 14: Schrittdauer, Dauer von Pro- und Retraktion in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit
Fortsetzung der Legende auf Seite 42.

Die Werte streuen verschieden hoch: Die Standardabweichungen der Klassenmittelwerte der Protraktions- und Retraktionsdauer beim Beutelauf sind signifikant höher als beim Tastlauf oder dem Lauf von Sitticus (t-Test, $0.02 > p > 0.01$).

Bei allen vier Gruppen (AG/B, AG/T, AG/F, SI) (Abb. 15, 16, 17, 18) dauert die Retraktion länger als die Protraktion. Das bezieht sich auf den gesamten Geschwindigkeitsbereich, lediglich bei den Höchstgeschwindigkeiten dauern Protraktion und Retraktion ungefähr gleich lang an. Gesichert ist dieser Unterschied zwischen Protraktion und Retraktion bei Sitticus (t-Test, $0.002 > p > 0.001$) und bei AG/T (t-Test, $0.01 > p > 0.002$) jeweils für BP3.

Der Kurvenverlauf für die Retraktionsdauer läßt sich durch Vergleich der benachbarten Klassenmittelwerte sichern (t-Test, AG/B: BP2, BP3; AG/T: BP3; SI: BP3. $p < 0.05$).

Bei AG/F lassen sich diesbezüglich der Protraktions- und der Retraktionsdauer keine signifikanten Unterschiede zwischen der vollständigen und der unvollständigen Körperseite nachweisen.

Der Kurvenverlauf der Beuteläufe der intakten (Abb. 15) und der defekten (Abb. 16) Agelena ähneln einander. Bis zu einem Geschwindigkeitsbereich von etwa 5 - 15 cm/sec nimmt die Protraktions- und Retraktionsdauer rasch ab. Bei höheren Laufgeschwindigkeiten bleiben sie konstant oder nehmen nur minimal ab.

Fortsetzung der Legende zu Abb. 14:
beim Beutelauf der intakten Agelena für das dritte Beinpaar.
Einzelwerte für Schrittdauer ▼, Protraktion ●, Retraktion ■. Die Schrittdauer ist die Summe aus Pro- und Retraktion eines Schrittes. Die Abb. soll den Grad der Streuung der Einzelwerte demonstrieren.

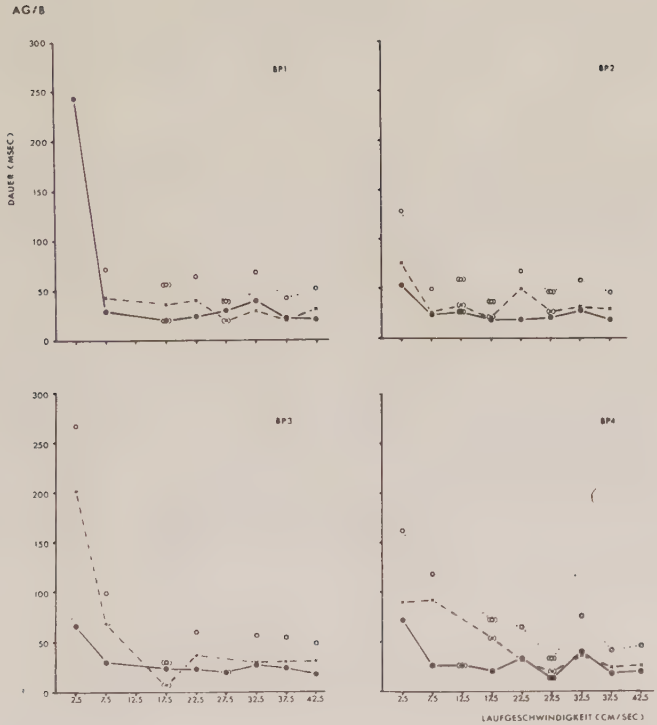
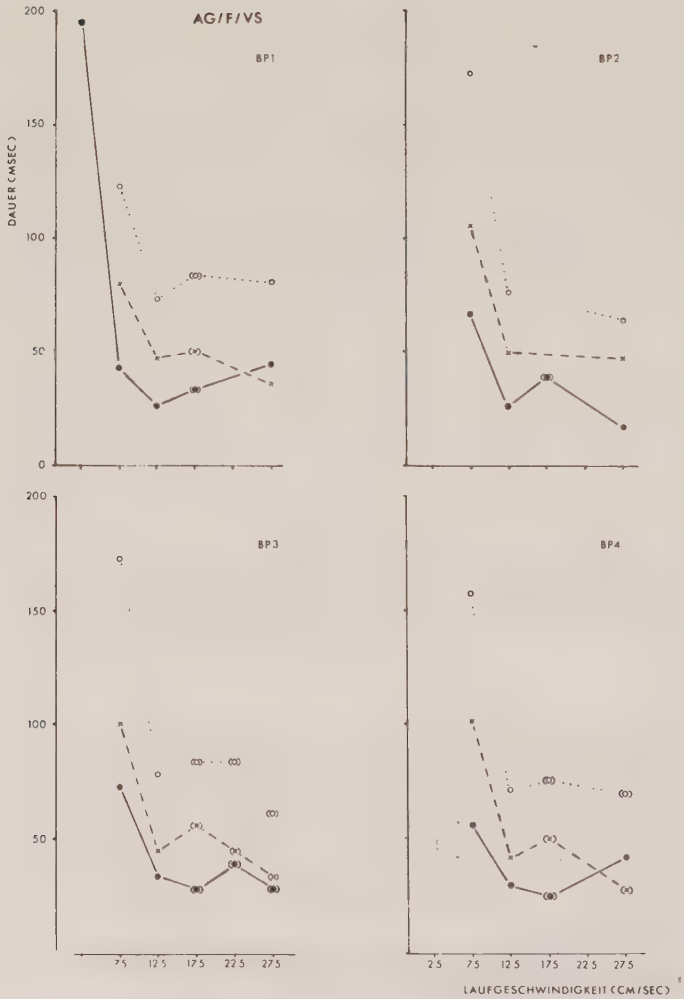


Abb. 15: Schrittdauer, Dauer von Protraktion und Retraktion in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit beim Beutelauf der intakten Agelena für die Beinpaare 1-4.
Klassenmittelwerte aus 2-15 Einzelwerten, Werte in Klammern: Einzelwerte. Die Schrittdauer ist die Summe aus Schwing- und Stemmphase.
Schrittdauer .....o.....
Dauer der Schwingphase ——●——
Dauer der Stemmphase ---x---

Abb. 16a: Legende siehe Seite 45.



Auch der Kurvenverlauf des Tastlaufs von Agelena (Abb. 17) und der Lauf von Sitticus (Abb. 18) ähneln einander. Die Protraktions- und Retraktionsdauer nehmen über den gesamten Geschwindigkeitsbereich hin ab. Bei der Protraktion ist die Abnahme geringer als bei der Retraktion.

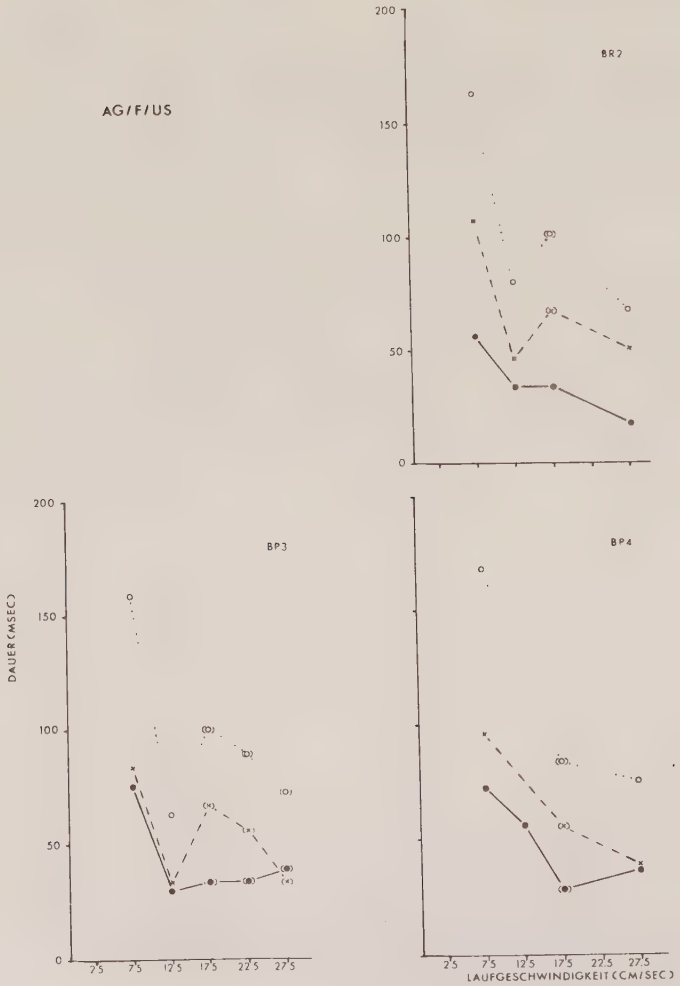
Für das Beinpaar 2 ist der Unterschied zwischen den Klassenmittelwerten beim Beute- und Tastlauf in den für den unterschiedlichen Kurvenverlauf relevanten niedrigen Geschwindigkeitsbereichen (10-30 cm/sec) gesichert (t-Test, $0.05 > p > 0.02$).

Allgemein ist bei Sitticus die Schrittdauer kürzer als bei Agelena. Zum Beispiel beträgt bei einer Laufgeschwindigkeit von 20 cm/sec die Schrittdauer bei AG/T um 50 msec, bei SI um 30 msec. Dementsprechend läßt sich ein signifikanter Unterschied der Klassenmittelwerte zwischen Agelena und Sitticus finden (SI - AG/B: BP3; SI - AG/T: BP1, BP2, BP3, $p < 0.05$).

Legende von Abb. 16a:
16b: (Abbildung siehe Seite 46)

Schrittdauer, Dauer von Pro- und Retraktion in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit beim Beutelauf der defekten Agelena (AG/F).
(a) intakte Körperseite, Beine 1-4,
(b) defekte Körperseite, Beine 2-4.
Näheres siehe Legende zu Abb. 15.

Abb. 16b: Legende siehe Seite 45.



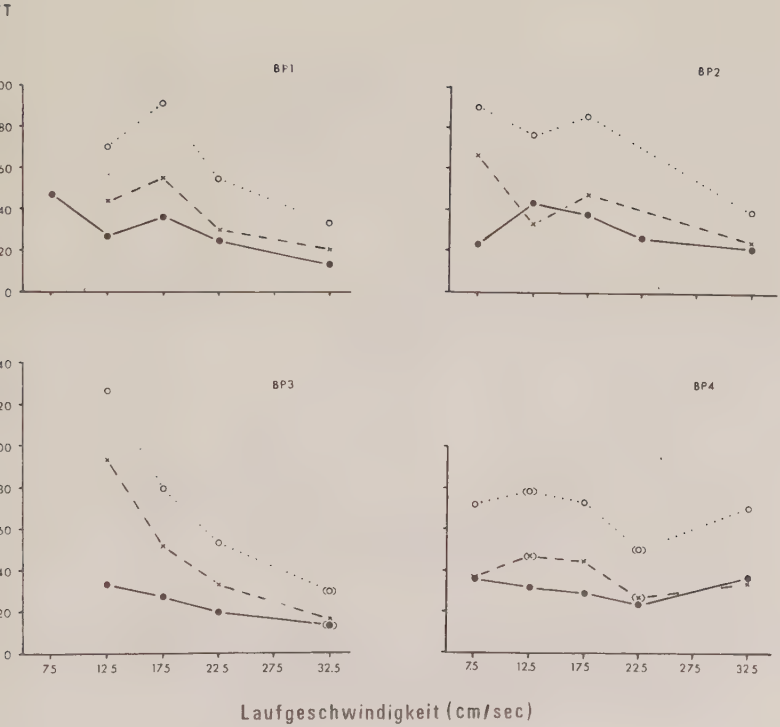


Abb. 17: Schrittdauer, Dauer von Pro- und Retraktion in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit beim Tastlauf von Agelena für die Beinpaare 1-4. Näheres siehe Legende zu Abb. 15.

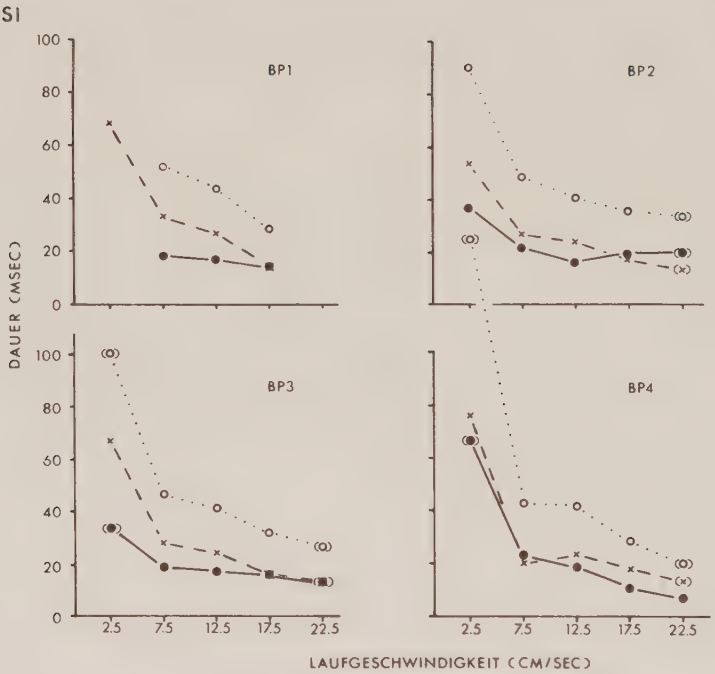


Abb. 18: Schrittdauer, Dauer von Pro- und Retraktion in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit beim Lauf von Sitticus für die Beinpaare 1-4. Näheres siehe Legende zu Abb. 15.

4.3.2 Diskussion

Jacobi-Kleemann (1953) stellt für die Lokomotion der Kreuzspinne Arenea diadema am waagerechten Faden hangelnd oder auf einer horizontalen Unterlage laufend keine prinzipiellen Unterschiede in der Aktionsweise der einzelnen Beine fest. Insofern sind ihre Ergebnisse mit den oben dargestellten vergleichbar.

Am waagerechten Faden dauert bei langsamem Lauf die Protraktion kürzer als die Retraktion. Bei schnellem Lauf dagegen dauern Protraktion und Retraktion gleich lang und insgesamt kürzer als bei schnellem Lauf.

Nach Land (1972) dauert beim Lauf der Springspinne Metaphidippus harfordi die Retraktion ungefähr 70 Prozent der gesamten Schrittdauer, unabhängig von der Schrittfrequenz (und damit der Laufgeschwindigkeit) innerhalb eines großen Geschwindigkeitsbereichs.

Bei AG/B und AG/T ändert sich das Verhältnis Protraktion/Retraktion mit der Laufgeschwindigkeit von etwa 0.3 bis etwa 0.9. Bei AG/F liegt das P/R-Verhältnis zwischen ca. 0.7 bis 0.8, bei SPR zwischen ca. 0.7 und 1.0.

Die übrigen Arbeiten über Spinnen bringen hierzu keine Daten. Das Ergebnis von Jacobi-Kleemann an der Kreuzspinne Aranea steht mit den Ergebnissen aller von mir untersuchten Gruppen in Einklang. Das Ergebnis von Land ist mit den Ergebnissen an AG/F und SI in Einklang zu bringen. Allerdings sagt das von ihm angegebene P/R-Verhältnis nichts über die Absolutwerte, also nichts über den Kurvenverlauf selbst aus. Es ist unklar, ob dieser mehr AG/T und SI ähnelt oder eher AG/B, AG/F.

Da es fließende Übergänge im Bewegungsablauf vom Beutelauf zum Tastlauf gibt (siehe Abschnitt 4.1.1.3). ist wahrscheinlich auch der unterschiedliche Kurvenverlauf gradueller Natur. Dies müßte eine Analyse derjenigen Läufe bestätigen, die nicht näher ausgewertet wurden, da sie weder eindeutig Beute- noch Tastläufe waren.

4.4 Schwingungsweite

4.4.1 Ergebnisse

4.4.1.1 Schwingungsweite

Um eine Vorstellung darüber zu erhalten, wie Spinnen eine Modulierung der Laufgeschwindigkeit erreichen, sollte neben der Schrittdauer (voriger Abschnitt) auch die Abhängigkeit der Schrittlänge von der Laufgeschwindigkeit bekannt sein.

Die Schrittlänge ist von der Schwingungsweite und von der Entfernung zwischen Aufsatzpunkt, Abhebpunkt und dem Drehpunkt des Beines abhängig.

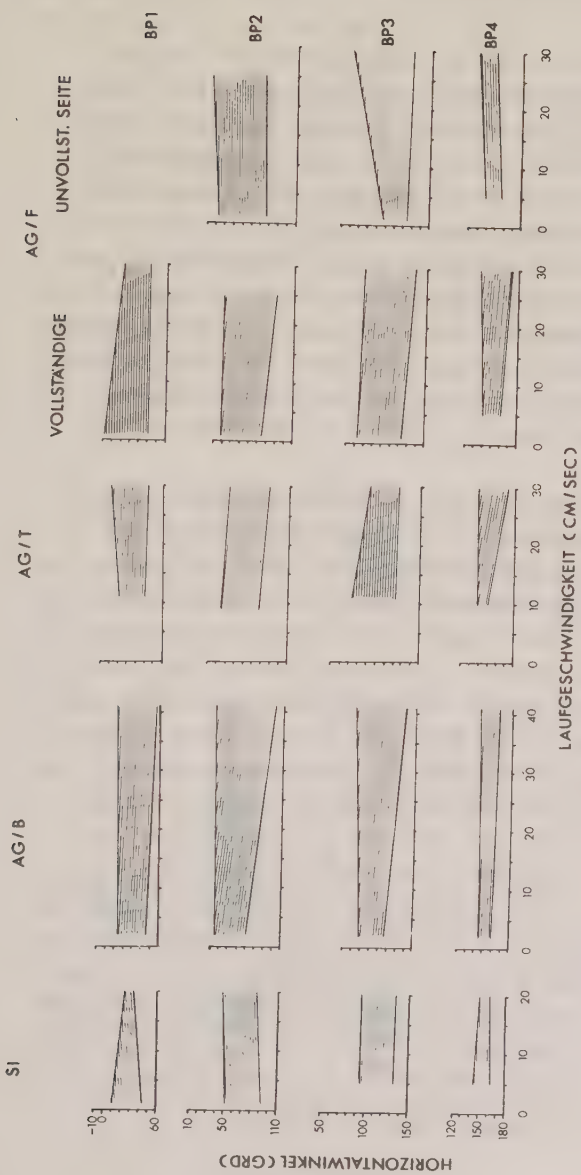
Da es die Auswertung unverhältnismäßig kompliziert hätte, wurde auf die Angabe der Schrittlänge verzichtet. Stattdessen wurde die Schwingungsweite der Schritte ermittelt.

Die Schwingungsweite ist die Winkeldifferenz des größten (am weitesten hinten = Min) und kleinsten (am weitesten vorn = Max), zu diesem Schritt gehörigen Horizontalwinkels. Min und Max entsprechen ungefähr dem Abheb- beziehungsweise Aufsatzwinkel des Beines. Min und Max wurden wiederum für die Gruppen AG/B, AG/T, AG/F und SI in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit festgestellt (Abb. 19).

Hier sollen nur die Ergebnisse der BP2 und BP3 näher erläutert werden. Dies hat folgenden Grund:

Die Beinpaare 2 und 3 bewegen sich vergleichsweise wie Ruder. Bei ihnen ist die Schwingungsweite der Schrittlänge mehr oder weniger proportional.

Abb. 19: Legende siehe Seite 52.



Die Beinpaare 1 und 4 dagegen ziehen beziehungsweise schieben in der Laufrichtung. Die Schwingungsweite sagt daher bei diesen Beinpaaren unmittelbar nichts über die Schrittlänge aus.

Es ist durchaus möglich, daß mit zunehmender Laufgeschwindigkeit die Schwingungsweite kleiner, die Schrittlänge aber größer wird. Die Beine würden kaum noch zur Seite bewegt, in Richtung der Körperlängsachse aber weiter nach vorn und/oder hinten gestreckt. Das könnte zum Beispiel bei Sitticus (BP1, BP4) der Fall sein. Zusätzlich sind die für diese Beinpaare gemessenen Horizontalwinkel sicher mit einem systematischen Fehler behaftet. Aufgrund ihrer Bewegungsweise ist oftmals unsicher, ob das sichtbare Beinende tatsächlich dem Aufsatzpunkt des Beines entspricht. Auch kann das Beinende durch den Körper verdeckt sein.

Wie schon bezüglich der Schrittdauer, so ähneln sich auch hier die Ergebnisse der Gruppen AG/B und AG/F: Beim Beutelauf der intakten Agelena verlagert sich mit zunehmender Laufgeschwindigkeit der Aufsatzpunkt (Max) der Beine 2 und 3 nach vorn, in noch höherem Maße aber der Abhebpunkt (Min) nach hinten. Die Schwingungsweite nimmt also zu. Auch zeigten Vorversuche an Agelenen, die auf berußtem Papier liefen, eine Zunahme der Schrittlänge bei Zunahme der Laufgeschwindigkeit. Auch bei der defekten Agelena nimmt die Schwingungs-

Legende von Abb. 19:

Horizontalwinkel in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit für die Beinpaare 1-4 der Springspinne (SI), der intakten Agelena beim Beutelauf (AG/B), beim Tastlauf (AG/T) und der defekten Agelena beim Beutelauf (AG/F).
Die obere Gerade in jedem Diagramm ist die Regressionsgerade für den Aufsatzwinkel (Max) der Beine, die untere diejenige für den Abhebwinkel (Min) der Beine.
Die Differenz |Min-Max| (hier schraffiert) ergibt jeweils die Schwingungsweite des Beines bei einer bestimmten Laufgeschwindigkeit.

weite mit der Laufgeschwindigkeit zu. Auf der vollständigen Körperseite resultiert der Winkelzuwachs lediglich aus einer Verlagerung des Min. Auf der unvollständigen Körperseite resultiert er bei B2 aus einer Verlagerung des Max, bei B3 des Max und des Min.

Wie schon bezüglich der Schrittdauer, so ähneln sich die Ergebnisse der Gruppen AG/T und SI auch in der Schwingungsweite:
Bei Sitticus bleibt die Schwingungsweite über alle Geschwindigkeitsbereiche konstant. Mit zunehmender Laufgeschwindigkeit verlagert sich lediglich der Schritt vom BP2 nach vorn. Beim Tastlauf nimmt bei Agelena die Schwingungsweite ebenfalls nicht zu. Sie nimmt, im Gegenteil, beim BP3 ab. Der Schritt vom BP2 verlagert sich, im Gegensatz zu Sitticus, nach hinten.

Sowohl bei den Gruppen AG/B, AG/F wie bei den Gruppen AG/T, SI erhöht sich, wie oben gefordert, die Winkelgeschwindigkeit mit zunehmender Laufgeschwindigkeit. Dies wurde exemplarisch für die BP2 von Sitticus und der Agelena beim Beutelauf nachgewiesen (Abb. 20).

Bei Agelena nimmt die Winkelgeschwindigkeit sowohl während der Protraktion als auch der Retraktion zu, bei Sitticus nur während der Retraktion. Für die Protraktion läßt sich bei Sitticus eine Zunahme nicht sichern. Die Frage, wie Agelena und Sitticus ihre Laufgeschwindigkeit modulieren, läßt sich nun beantworten:
Sitticus und Agelena beim Tastlauf folgen der Möglichkeit (a): Die Schrittlänge (ist ungefähr proportional der Schwingungsweite) bleibt konstant. Die Schrittdauer wird mit zunehmender Laufgeschwindigkeit erniedrigt.

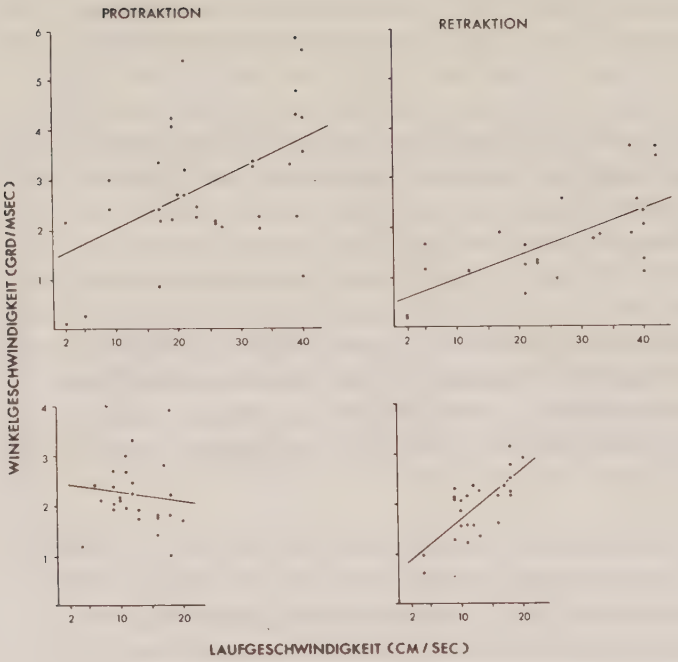


Abb. 20: Winkelgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit der 2. Beinpaare bei der intakten Agelena beim Beutelauf (oben) und Sitticus (unten).
Die Geraden sind Regressionsgeraden. Die Signifikanzgrenzen beziehen sich auf t-Tests, die anzeigen, ob der Korrelationskoeffizient signifikant von Null verschieden ist: AG/B, Protraktion: $0.005 > p > 0.0005$, Retraktion: $p > 0.0005$, SI, Protraktion: $p > 0.10$, Retraktion: $p < 0.0005$.

Beim Beutelauf aber folgen sowohl die intakte wie die nicht intakte Agelena im weitaus größten Geschwindigkeitsbereich der Möglichkeit (b): Die Schrittdauer bleibt konstant, die Schrittlänge wird erhöht.

4.4.1.2 Winkelbereiche der vier Beinpaare

Die Winkelbereiche, in denen die vier Beine einer Körperseite arbeiten, überschneiden sich bei Agelena mehr oder weniger.
Als Beispiel diene der Beutelauf (Abb. 21a). Bei Sitticus überschneiden sich die Winkelbereiche der einzelnen Beine nicht (Abb. 21b).

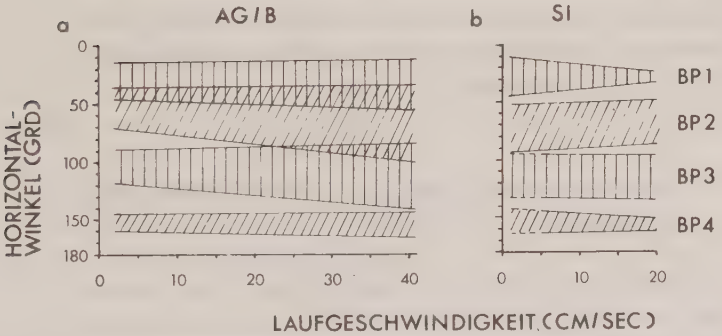


Abb. 21: Horizontalwinkel in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit für die Beinpaare 1-4 für
(a) die intakte Agelena beim Beutelauf (AG/B) und
(b) die Springspinne (SI).
Die beiden Diagramme sind lediglich eine andere Darstellung der entsprechenden Daten von Abb. 19, um zu zeigen, wie weit sich die Schwingungsbereiche der Beine überschneiden.

Um ein "Verheddern" der Beine in den sich überschneidenden Bereichen zu verhindern, bestehen zwei Möglichkeiten. Einerseits können die Beine unterschiedlich weit vom Körper weg zur Seite aufgesetzt werden (verschiedene "Spurweite"). Das verhindert ein "Verheddern" zweier Beine auch bei gleichem Horizontalwinkel. Andererseits können die Beine zeitlich so koordiniert sein, daß sie sich zur gleichen Zeit nicht im gleichen Winkelbereich befinden.

Bei Agelena ist ersteres verwirklicht. Die Aufsatzstellen der Beine haben eine bestimmte Korrelation zueinander: Am weitesten innen setzt B1 auf, danach folgt B4. Noch weiter außen setzt B2, am weitesten außen setzt B3 auf. Der Bewegungsablauf der Beine ist so koordiniert, daß ipsilaterale, benachbarte Beine mehr oder weniger alternieren (siehe Abschnitt 4.5). Das bedeutet, daß es während des Laufes immer wieder Momente gibt, wo sich benachbarte Beine im gleichen Winkelbereich aufhalten.

4.4.1.3 Vergleich der Winkelbereiche von AG/B, AG/T und AG/F

Ein Vergleich der Winkelbereiche zwischen den einzelnen Gruppen zeigt, daß diese bei Agelena verschieden sind, je nachdem, ob die Spinne einen Tast- oder Beutelauf absolviert.
Beim Tastlauf ist der Winkelbereich der Beine gegenüber dem Beutelauf mehr oder weniger nach vorn verschoben.
Die Schrittfolgen von intakter und defekter Agelena beim Beutelauf sind nicht signifikant verschieden.
Hier nun, beim Vergleich der Winkelbereiche der Beine von AG/B und AG/F, zeigt sich eine Umstellung des Laufverhaltens bei fehlendem Bein (siehe Abb. 19).

Bei der defekten Agelena sind auf der vollständigen Körperseite die Winkelbereiche aller 4 Beine größer als bei der intakten Agelena. Dies kommt vor allem daher, daß die Beine bei allen Laufgeschwindigkeiten weiter vorn aufgesetzt werden.

Auch auf der Körperseite, auf der B1 fehlt, sind die Winkelbereiche der restlichen drei Beine größer als bei der intakten Spinne. Die Beine setzen weiter vorn auf. Sie heben bei niedrigen Geschwindigkeiten weiter hinten ab als bei der intakten Spinne, bei höheren Geschwindigkeiten weiter vorn.

Besonders bei den, dem verlorenen Bein ehemals benachbart gewesenen Beinen, dem kontralateralen B1 und dem ipsilateralen B2 wird die Veränderung gegenüber dem intakten Tier deutlich. B1 greift über die Körperlängsachse hinweg bis an den Bereich heran, in dem vormals das verlorene B1 arbeitete. Auch B2 arbeitet teilweise in dem ehemaligen Bereich des verlorenen B1.

4.4.1.4 Vergleich der Winkelbereiche der beiden Beine eines Beinpaares

Wie die Werte der Schrittdauer, so variieren auch die Werte der Horizontalwinkel (Max, Min) eines BP bei einer gegebenen Laufgeschwindigkeit. Als Beispiel diene hier wiederum das BP3 der AG/B und SI (Abb. 22).

Worin liegt der Grund für die hohe Streuung der Winkelwerte? Liegt er lediglich in dem Streuen um einen Sóllwert, ist die Streuung also mehr oder minder ein Beiprodukt des den Winkel generierenden Systems? Oder gibt es noch einen zusätzlichen Grund, der bewirkt, daß ein Bein bei gegebener Laufgeschwindigkeit in

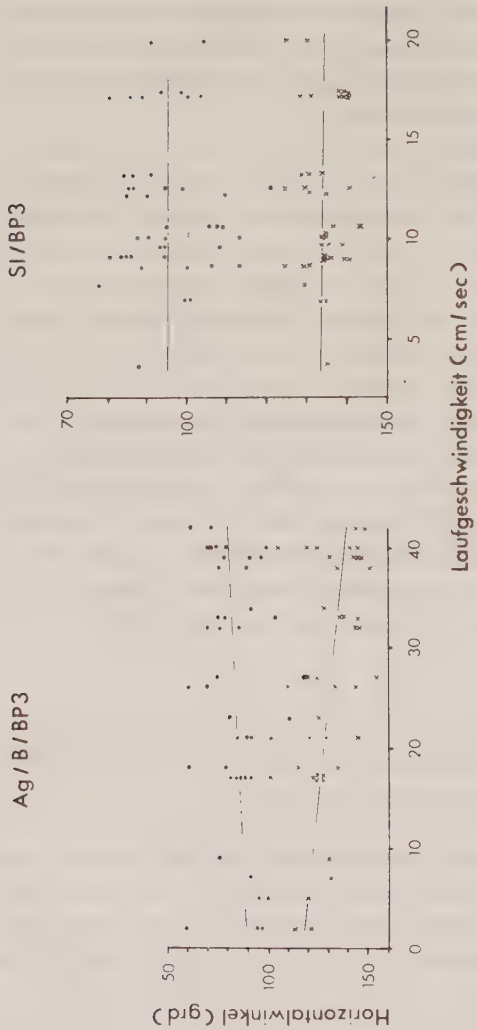


Abb. 22: Horizontalwinkel in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit für die 3. Beinpaare der intakten Agelena beim Beutelauf (AG/B) und der Springspinne (SI).
Einzelwerte für Abhebwinkel x, Einzelwerte für Aufsatzwinkel ●. und die dazugehörigen Regressionsgeraden.

verschiedenen Winkelbereichen arbeiten kann?
Als mögliche Erklärung bietet sich folgendes an:
Die Läufe sowohl der Trichterspinne wie der Springspinne pendeln mehr oder weniger stark um eine mittlere Laufrichtung (Görner, 1972).

Die Richtung der Körperlängsachse stimmt oft nicht mit der momentanen Laufrichtung überein. Sie kann bis zu einem Winkel von ungefähr $\pm$ 30° von dieser abweichen. In einem solchen Falle ist der ohnehin sehr variable Bewegungsablauf für das rechte und linke Bein eines Beinpaares nicht mehr spiegelbildlich gleich.

Ist der unterschiedliche Bewegungsablauf mit unterschiedlichen Winkelwerten verbunden?
Zu dieser Frage wurde ein exemplarischer Vergleich zwischen dem rechten und dem linken Bein des dritten Beinpaares der Springspinne durchgeführt:
Es ergibt sich: Weicht die Körperlängsachse um einen Winkel nach rechts von der momentanen Laufrichtung ab, so wird R3 weiter hinten als L3 aufgesetzt und abgehoben. Weicht die Körperlängsachse um einen Winkel nach links von der momentanen Laufrichtung ab, so wird L3 weiter hinten als R3 aufgesetzt und abgehoben. Der Arbeitsbereich des innen liegenden Beines ist also jeweils weiter vorn als der des außen liegenden Beines (Abb. 23a).

Die Schwingungsweite ist bei dem innen liegenden Bein größer als bei dem außen liegenden (Abb. 23b).

Es zeigt sich die Tendenz, daß die Schrittdauer bei dem jeweils außen liegenden Bein höher ist als bei dem innen liegenden (Abb. 23c).

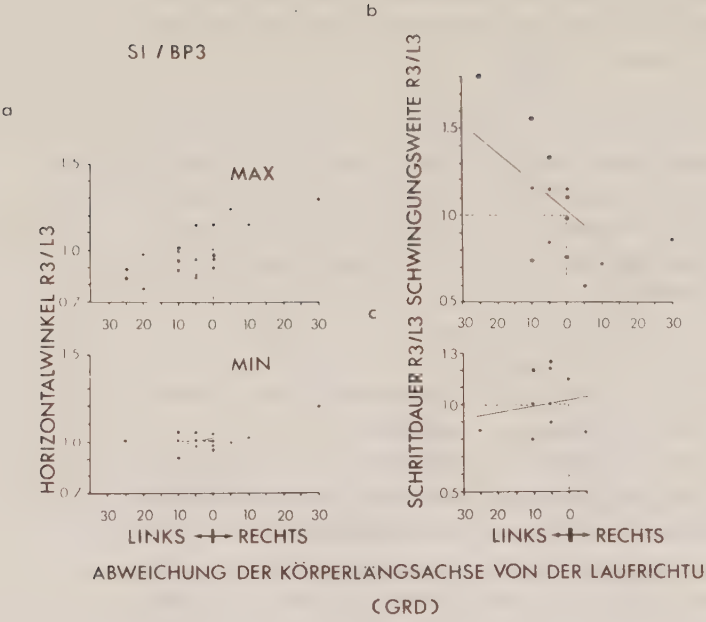


Abb. 23: (a) Verhältnis der Horizontalwinkel von R3 zu L3 in Abhängigkeit von der Abweichung der Richtung der Körperlängsachse von der Laufrichtung bei Sitticus, oben: für den Aufsetzwinkel (Max), unten: für den Abhebwinkel (Min). Da der Horizontalwinkel umso größer wird, je weiter ein Bein nach hinten gewinkelt wird, bedeutet z.B. ein Verhältnis der Horizontalwinkel R3/L3 von 1.5, daß in diesem Fall bei gleicher Laufgeschwindigkeit R3 weiter hinten als L3 abgehoben, bzw. aufgesetzt wird.

(b) Verhältnis der Schwingungsweiten von R3 zu L3 in Abhängigkeit von der Abweichung der Richtung der Körperlängsachse von der Laufrichtung.

(c) Verhältnis der Schrittdauern von R3 zu L3 in Abhängigkeit von der Abweichung der Rich-

Fortsetzung von Legende zu Abb. 23 auf Seite 61.

Die Ergebnisse zeigen, daß die große Streuung der Winkelwerte (Max, Min, Schwingungsweite) keineswegs nur auf ein "schludrig" arbeitendes Nervensystem zurückzuführen ist. Die Streuung der Werte kann im Gegenteil in hohem Maße auf die oben beschriebenen Phänomene zurückgeführt werden:

Der Unterschied zwischen R3 und L3 kann bei großer Abweichung der Körperlängsachse von der momentanen Laufrichtung beim Aufsatzpunkt (Max) bis zu 30^{o} betragen. Die Winkelwerte für BP3 differieren für den Aufsatzpunkt bei gleicher Geschwindigkeit maximal bis zu 35^{o} (siehe Abb. 22).

Der Unterschied zwischen R3 und L3 ist beim Aufsatzpunkt (Max) größer als beim Abhebpunkt (Min) (vergleiche die Steigungen der Regressionsgeraden von Max und Min, Abb. 23). Dementsprechend ist die Streuung der Einzelwerte (Abb. 22) beim Aufsatzpunkt größer als beim Abhebpunkt.

Fortsetzung der Legende von Abb. 23:

tung der Körperlängsachse von der Laufrichtung. Die Geraden sind Regressionsgeraden, die Signifikanzgrenzen beziehen sich auf t-Tests, die anzeigen, ob der Korrelationskoeffizient signifikant von Null verschieden ist: (a) Max: $p < .0005$, Min: $.01 > p > .005$, (b) $.01 > p > .005$, (c) $p > .10$.

4.4.2 Diskussion

4.4.2.1 Schwingungsweite

Über Schrittlängen oder Schwingungsweiten liegen, wenn überhaupt, meist nur qualitative Daten vor, da die meisten Autoren sich vorwiegend mit den zeitlichen Abhängigkeiten beim Lauf beschäftigen.

Eine Abhängigkeit der "Exkursionsweiten der Gelenke" von der Schnelligkeit des Laufes bei dem Pseudoskorpion Obisium muscorum stellte Kästner (1923) fest. Nach Ehlers (1939) steigt bei Spinnen die Schrittlänge bei größerer Geschwindigkeit an. Dies gilt anscheinend für alle von ihm untersuchten Spinnen aus verschiedenen Familien, deren Laufspuren auf berußtem Papier er ausmaß.

Demgegenüber stellt Land (1972) für die Springspinne Metaphidippus harfordi fest, daß der Winkel, um den sich die Spinne pro Schritt dreht, über einen großen Geschwindigkeitsbereich hinweg konstant bleibt. Das soll im Prinzip auch für den Lauf gelten. Die Schrittfrequenz (stepping rate) dagegen ist eine lineare Funktion der Laufgeschwindigkeit. Land schließt daraus, daß sich mit der Geschwindigkeit zwar die Schrittfrequenz ändert, nicht aber die Schrittlänge.

Die Springspinne metaphidippus und die von mir untersuchte Springspinne ähneln sich also darin, daß sie ihre Schwingungsweite konstant halten.

Allerdings ist es fraglich, ob eine konstante Schwingungsweite unter allen Umständen auch konstante Schrittlänge bedeutet. Zum Beispiel bei SI/BP2 bleibt die Schwingungsweite konstant, jedoch wird der gesamte Schritt weiter vorn durchgeführt. Bei AG/T/BP2

zum Beispiel verlagert sich der Arbeitsbereich des Beines bei höheren Geschwindigkeiten nach hinten.

In beiden Fällen kann sich durchaus eine Änderung der Schrittlänge ergeben, ohne daß sich die Schwingungsweite ändert (siehe Abb. 24). Die Darstellung zeigt, wie bei den vier Beinen einer Körperseite verschiedene Kombinationen von Schwingungsweite und Entfernung des Aufsatzpunktes des Beines die gleiche Schrittlänge ergeben.

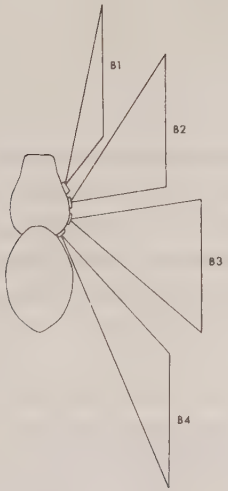


Abb. 24: "Aktionsbereich der Beine" bei einer langsam laufenden Tarentula barbipes (nach Ehlers, 1939).

Die Abbildung macht vorstellbar, daß Verlagerungen eines Schrittes nach vorn oder hinten eine Schrittverlängerung ergeben, gerade weil die Schwingungsweite wenigstens konstant bleibt und nicht kleiner wird.

Auch bei der Interpretation der Ergebnisse der Gruppen AG/B und AG/F ist Vorsicht angebracht:
Die Ergebnisse zeigen zwar die Tendenz der Schrittdauer, über den weitaus größten Geschwindigkeitsbereich konstant zu sein, jedoch ist durchaus eine geringe Abnahme der Schrittdauer mit steigender Laufgeschwindigkeit bei AG/B und AG/F möglich.

Das kann bedeuten: Die beiden prinzipiellen Möglichkeiten, die Geschwindigkeit zu modulieren,

(a) Geschwindigkeit = f (Schrittdauer),
Schrittlänge = const.

(b) Geschwindigkeit = f (Schrittlänge),
Schrittdauer = const.

sind bei Agelena und Sitticus nicht verwirklicht. Es liegt eine Mischung aus (a) und (b) vor:

(c) Geschwindigkeit = f (Schrittlänge, Schrittdauer).

Im Falle von AG/T und SI ähnelt (c) der Möglichkeit (a), im Falle von AG/B und AG/F der Möglichkeit (b). Eine größere Anzahl von Daten wäre notwendig, um diesen Punkt zu klären.

4.4.2.2 Vergleich der Winkelbereiche von AG/B, AG/T und AG/F

Nach Ehlers (1939) ist eine unterschiedliche Spurweite bei den verschiedenen Beinpaaren ein allgemeines Phänomen bei den Spinnen. Er stellte bei allen untersuchten Spinnen fest, daß die verschiedenen Beine verschiedene Spurweiten besitzen. Danach setzen die Jagdspinnen, Ageleniden und Amaurobius die Beine in der Reihenfolge 1,4,2,3 von innen nach außen auf. Bei den Thomisiden und den meisten Netzspinnen dagegen nimmt die Spurweite in der Reihenfolge 1,4,3,2 zu.

Ehlers stellte auch einen verschobenen Arbeitsbereich der übrigen Beine bei fehlendem Bein bei der Hausspinne Tegenaria derhami, ebenfalls einer Agelenide, fest. Er berichtet, daß bei Verlust eines 4. Beines das 3. und 2. Bein der gleichen Körperseite weiter als sonst nach hinten gerichtet sind.

Jacobi-Kleemann (1953) berichtet von der Kreuzspinne Aranea: nach Autotomie von R1 und L2 war die Schrittlänge der übrigen Beine vergrößert, die Schrittdauer um etwa die Hälfte verkürzt. Eine Vergrößerung der Schrittlänge ist auch bei Agelena festzustellen, eine Verkürzung der Schrittdauer hingegen nicht. Die Schrittdauer von AG/F scheint im Gegenteil größer zu sein als bei AG/B bei den entsprechenden Geschwindigkeiten.

Die verschieden große Schwingungsweite verschiedener Beine bei gleicher Laufgeschwindigkeit (ganz deutlich z.B. bei AG/F, B3 oder B2 zu B3 der unvollständigen Seite, Abb. 19) und die hohe Variabilität der Schrittdauer lassen es möglich erscheinen, daß die Beine der von mir untersuchten Spinnen verschiedene Schrittfrequenzen aufweisen.

Die Beine einer intakten Tarantel liefen oft mit verschiedener Frequenz. Bei einer defekten Tarantel (BP3 fehlend) lief BP4 mit erheblich größerer Frequenz als die übrigen Beinpaare (Wilson, 1967). Über die Kreuzspinne Aranea berichtet Jacobi-Kleemann (1953), daß BP3 und BP4 meist schneller als BP1 und BP2 bewegt wurden.

Ein solches Phänomen würde natürlich, wie auch schon von Wilson erwähnt, bedeuten, daß sich die Phasenrelationen zwischen den Beinen ständig ändern.

4.5 Phasenrelationen

4.5.1 Ergebnisse

Die Phasenrelationen der Beine können als Auswirkung ihrer neuronalen Kopplung betrachtet werden. Eine Analyse dieser Koordinationsphänomene ist demnach sinnvoll.
Die Phasenrelation gibt an, an welche Stelle ein beliebiger Punkt einer Bewegungskurve (hier ist es das Min = Beginn der Protraktion des Beines) zwischen zwei entsprechende Punkte einer anderen Bewegungskurve, der Bezugskurve (hier des Beines B) fällt (siehe Abb. 25).

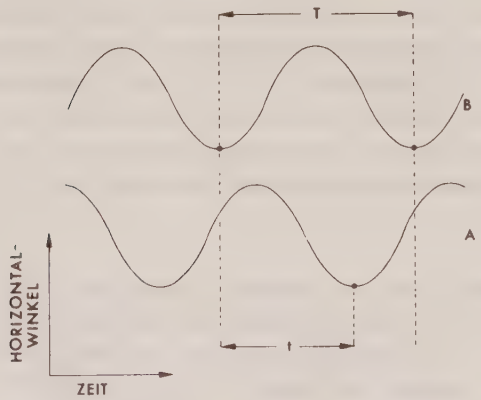


Abb. 25: Phasenrelation des Beines A in Bein B.
Näheres siehe Text.

Die Phasenrelation x von A in B ist x = t/T.
Der Quotient ist O oder 1, wenn beide Beine in gleicher Phase laufen. Der Quotient ist O,5, wenn die

Beine alternieren. Die mittlere Phasenrelation ist $\bar{x} = \arctan \Sigma \sin x_i / \Sigma \cos x_i$. Sie ist die Richtung des mittleren Vektors aus den n zirkulär verteilten Orientierungsrichtungen x_i (Markl, 1964, Batschelet, 1965).

Die Länge des mittleren Vektors s eignet sich zur Beurteilung der Streuung. Sie liegt zwischen 0 und 1. Je größer die Länge s, desto gerichteter sind die Einzelwerte x_i verteilt:

$$s = \sqrt{(\Sigma \sin x_i)^2 + (\Sigma \cos x_i)^2} / n.$$

Als Signifikanztest für die Konzentration der Vektorrichtungen wurde der Rayleigh-Test angewandt: $z = s^2 n$ (Batschelet, 1965).
Tabelle 4a,b gibt eine Übersicht über die gefundenen Phasenrelationen. Um einen schnelleren Überblick und einen besseren Vergleich zu ermöglichen, wurden dieselben Ergebnisse in Abb. 26a-d noch einmal graphisch dargestellt.

Zu Vergleichen zwischen den Phasenrelationen einzelner Beine wurden nicht-parametrische Tests verwandt. Da hierbei lediglich Phasenrelationen verglichen werden können, die sich nach dem Rayleigh-Test mit derselben Signifikanzschwelle als signifikant erwiesen haben, waren nur einige Vergleiche möglich.

Bei den wenigen möglichen als auch sinnvoll vergleichbaren Phasenrelationen von AG/B und SI ergaben sich keine signifikanten Unterschiede ($p > 0.05$).

Signifikante Unterschiede ergaben sich bei AG/F beim Vergleich der vollständigen und der unvollständigen Körperseite. In der Diagonalen sind die Phasenrelationen von $B2_{\text{unvollständige Seite}}$ in $B3_{\text{voll-}}$

ständige Seite ($\bar{x}$ = 0.98) zur Phasenrelation von $B2_{v.S.}$ in $B3_{u.S.}$ ($\bar{x}$ = 0.09) signifikant verschieden (Kolmogorov-Smirnov-Test, $p < 0.05$, Batschelet, 1965). Dagegen ergab sich kein signifikanter Unterschied beim Vergleich der Phasenrelationen von $B3_{u.S.}$ in $B4_{v.S.}$ ($\bar{x}$ = 0.99) gegen $B3_{v.S.}$ in $B4_{u.S.}$ ($\bar{x}$ = 0.03) (Kolmogorov-Smirnov-Test, $p > 0.05$). Auch beim contralateralen Vergleich ergaben sich Unterschiede: $B2_{vS.}$ in $B2_{uS.}$ ($\bar{x}$ = 0.70) gegen $B2_{uS.}$ in $B2_{vS.}$ ($\bar{x}$ = 0.35) (Runs-Test, $p < 0.036$, Batschelet, 1965).

Setzt man aus den mittleren Phasenrelationen die Schrittfolge für AG/B und AG/T zusammen, so ergibt sich jeweils die am häufigsten auftretende Schrittfolge (siehe Abschnitt 4.2.1). Das legt nahe, daß die häufigsten Phasenrelationen auch zur gleichen Zeit auftreten.

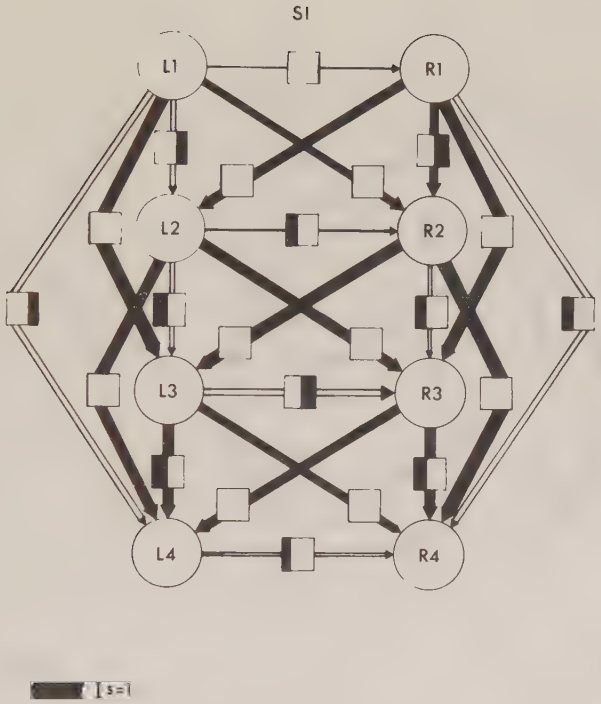


Abb. 26a: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s für SI.
Die Abbildung ist keine Darstellung eines funktionellen Zusammenhangs.
Kreise: Beine der rechten (R1-R4) und der linken (L1-L4) Körperseite.
Kästchen: mittlere Phasenrelation (= Richtung des mittl. Vektors), zum Beispiel
schwarz:weiß 1:1 : Beine alternieren
nur weiß : Beine in Phase
Pfeil: Maß für die Streuung der dazugehörigen Phasenrelation (= Länge des mittl. Vektors). Je breiter der Pfeil, desto geringer die Streuung.
Pfeilrichtung: z.B. L1 → R2 ist die Darstellung der Phasenrelation L1 in R2.
Schwarze Pfeile: Signifikanz für Konzentration der Vektorrichtung nach Rayleigh-Test ($p < 0.05$ bzw. $p < 0.01$).

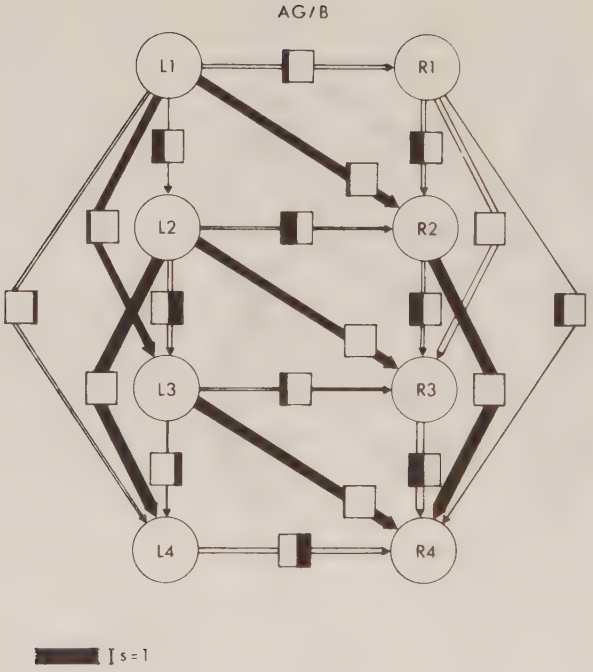


Abb. 26b: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s von AG/B. Näheres siehe Legende zu Abb. 26a.

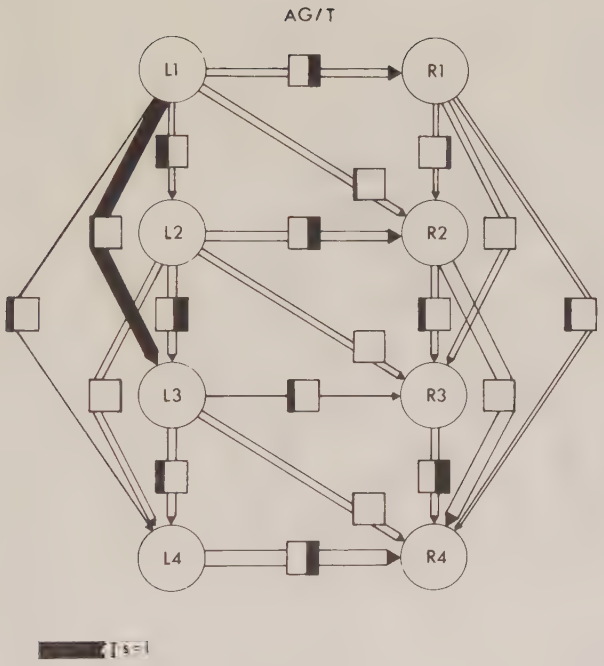


Abb. 26c: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s von AG/T. Näheres siehe Legende zu Abb. 26a.

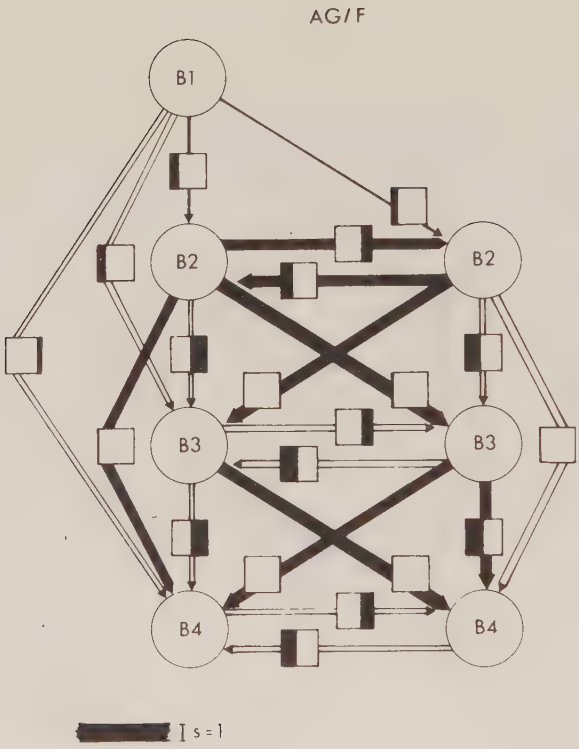


Abb. 26d: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s von AG/F. Näheres siehe Legende zu Abb. 26a.

		SI			AG/B			AG/T		
		$\bar{x}$	s		$\bar{x}$	s		$\bar{x}$	s	
IPSILATERAL	R1 in R2	0.57	0.46	+	0.43	0.34		0.85	0.29	
	L1 in L2	0.65	0.33		0.39	0.01		0.40	0.43	
	BP1 in BP2	0.60	0.38		0.43	0.17		0.46	0.11	
	R2 in R3	0.34	0.25		0.45	0.29		0.21	0.45	
	L2 in L3	0.46	0.24		0.54	0.38		0.53	0.59	
	BP2 in BP3	0.39	0.23		0.51	0.34		0.43	0.30	
	R3 in R4	0.40	0.60	+	0.50	0.49		0.52	0.50	
	L3 in L4	0.50	0.74	++	0.78	0.10		0.29	.61	
	BP3 in BP4	0.46	0.64	++	0.53	0.23		0.41	0.41	
	R1 in R3	1.00	0.68	++	0.08	0.43		0.02	0.42	++
	L1 in L3	0.07	0.71	++	0.11	0.47		0 4	0.85	
	BP1 in BP3	0.04	0.68	++	0.10	0.45	+	0.11	0.64	+
	R2 in R4	0.01	0.85	++	0.06	0.75	++	0.94	0.87	
	L2 in L4	0.04	0.63	++	0.05	0.73	++	0.96	0.63	
	BP2 in BP4	0.02	0.72	++	0.05	0.74	++	0.95	0.73	
	R1 in R4	0.37	0.34		0.32	0.08		0.20	0.26	
	L1 in L4	0.69	0.38		0.87	0.24		0.24	0.04	
	BP1 in BP4	0.58	0.20		0.89	0.09		0.20	0.15	
CONTRA-LATERAL	L1 in R1	0.97	0.16		0.22	0.32		0.61	0.51	
	L2 in R2	0.37	0.12		0.49	0.25		0.61	0.62	
	L3 in R3	0.55	0.39		0.25	0.18		0.23	0.12	
	L4 in R4	0.28	0.23		0.61	0.39		0.61	0.97	
DIAGONAL	L1 in R2	0.07	0.42	+	0.14	0.55	+	0.11	0.53	
	L2 in R3	0.03	0.54	+	0.99	0.54	+	0.01	0.36	
	L3 in R4	0.04	0.43	++	0.07	0.60	++	0.03	0.48	
	R1 in L2	0.03	0.56	++						
	R2 in L3	0.01	0.70	++						
	R3 in L4	0.99	0.54	++						

Tab. 4a: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s für SI, AG/B und AG/T. +: signifikant mit $p < 0.05$, ++: signifikant mit $p < 0.01$.
Näheres siehe Text.

Tabelle 4b

		AG/F					
		$\bar{x}$	s		$\bar{x}$	s	
Ipsilateral		vollst. Seite in vollst. S.			unvollst. S. in unvollst.S.		
	B1 in B2	0.27	0.11		-	-	
	B2 in B3	0.56	0.23		0.44	0.34	
	B3 in B4	0.54	0.30		0.49	0.62	+
	B1 in B3	0.25	0.29		-	-	
	B2 in B4	0.02	0.51	+	0.05	0.42	+
	B1 in B4	0.87	0.26		-	-	
Contralateral		unvollst. S. in vollst. S.			vollst. S. in unvollst. S.		
	B2 in B2	0.35	0.63	++	0.70	0.57	++
	B3 in B3	0.48	0.41		0.70	0.36	
	B4 in B4	0.40	0.34		0.64	0.40	
Diagonal	B1 in B2	-	-		0.21	0.05	
	B2 in B3	0.98	0.66	++	0.09	0.74	++
	B3 in B4	0.99	0.56	++	0.03	0.70	++

Tab. 4b: Mittlere Phasenrelation $\bar{x}$ und die Länge des mittleren Vektors s für AG/F. +: signifikant mit $p < 0.05$, ++: signifikant mit $p < 0.01$. Näheres siehe Text.

4.5.2 Diskussion

4.5.2.1 Hohe Variabilität der Phasenrelation

Die große Streuung der Phasenrelationen, also die geringe Länge des mittleren Vektors, ist zunächst am auffälligsten.

Eine große Variabilität der Phasenrelationen wurde auch von Jacobi-Kleemann (1953) für Arenea diadema und Wilson (1967) an Taranteln festgestellt. Im Gegensatz hierzu ist die Streuung bei einem anderen Arachniden, dem Skorpion Hadrurus arizonensis (Bowerman, 1975a,b) äußerst gering.

Die Streuung der Phasenrelationen ist nicht nur insgesamt groß, also über den gesamten Geschwindigkeitsbereich betrachtet. Die Werte variieren auch für eine bestimmte Geschwindigkeit. Möglicherweise wirkt sich hier bei Agelena und Sitticus aus, daß die Richtung der Körperlängsachse oft nicht mit der Laufrichtung übereinstimmt. Das müßte an Hand weiteren Materials überprüft werden.

Möglicherweise ist nicht nur die Schwingungsweite und der Winkelbereich, sondern auch das Verhältnis der Schrittdauern eines Beinpaares von der Größe des Winkels zwischen Laufrichtung und Richtung der Körperlängsachse abhängig (siehe Abb. 23c).
Da sich dieser Winkel während eines Laufes ständig ändert, könnte sich auch das Verhältnis der Schrittdauern ständig ändern. Das könnte zur Folge haben, daß sich auch die Phasenrelationen zwischen den Beinen ständig ändern, zumindest zwischen den Beinen eines Beinpaares (contralateralen Beinen).

Tatsächlich ist die Streuung zwischen contralateralen Beinen bei Sitticus und beim Beutelauf von Agelena sehr hoch. Beim Tastlauf von Agelena dagegen scheint die Streuung contralateraler Beine geringer zu sein.

Es müßte überprüft werden, ob beim Tastlauf Laufrichtung und Richtung der Körperlängsachse besser übereinstimmen.
Während sich die vorangegangene Diskussion auf die Streuung der Phasenrelationen bei einer bestimmten Laufgeschwindigkeit bezog, errechnet sich die Länge des mittleren Vektors s aus allen Phasenrelationen über den gesamten Geschwindigkeitsbereich. Die geringe Länge des mittleren Vektors ist sicherlich zusätzlich darauf zurückzuführen, daß sich die Phasenrelationen über den gesamten Bereich von 0 bis 1 ändern. Wahrscheinlich ist diese Änderung der Phasenrelationen mit der Laufgeschwindigkeit korreliert. Der Bereich der Änderung ist im Vergleich zu anderen Tieren sehr hoch.

Die Phasenrelationen, die sich anscheinend mit der Laufgeschwindigkeit ändern (z.B. AG/B/L3 in R3, AG/B/BP3 in BP4), sind nach dem Rayleigh-Test nicht signifikant. Ihre Länge des mittleren Vektors s ist besonders klein. Das stimmt also mit dem oben Gesagten überein.

Wieso aber sind dann nicht alle Vektorlängen so klein? Entweder wirkt sich die Änderung der Phasenrelationen von 0 bis 1 mit der Geschwindigkeit doch nicht so auf die Streuung aus wie vermutet, oder die Änderung der Phasenrelationen mit der Geschwindigkeit kann für verschiedene Beinpaare verschieden sein.

Das ist tatsächlich der Fall, zum Beispiel bei dem Skorpion Hadrurus (Bowerman, 1975a,b). Möglicherweise kommen also große Streuungen von Phasenrelationen besonders da vor, wo auch die Änderung der Phasenrelationen mit der Laufgeschwindigkeit besonders hoch ist und umgekehrt. Eine geringe Streuung, beziehungsweise der Wert für die Länge des mittleren Vektors s nahe 1, muß also nicht von vornherein auf eine feste Kopplung zwischen zwei Beinen hindeuten: Sowohl beim Beutelauf wie beim Tastlauf von Agelena als auch bei Sitticus ändern sich die Phasenrelationen von den ipsilateralen Beinen 1 in 3 und 2 in 4 mit der Laufgeschwindigkeit wenig. Die Streuung ist in allen Fällen relativ gering.

4.5.2.2 Vergleich: AG/B - AG/T

Da die wenigsten Phasenrelationen abgesichert sind, sind ausgedehnte Vergleiche mit Literaturdaten oder untereinander wenig sinnvoll. Daher sollen hier nur kurze Vergleiche angeführt werden.

Weniger bei den Phasenrelationen selbst (der einzige größere Unterschied ist hier bei der Phasenrelation L1 in R1), sondern eher bei der Streuung zeigen sich in der Tendenz Unterschiede zwischen Beute- und Tastlauf.
Wie schon oben erwähnt, scheint die Streuung bei den Phasenrelationen contralateraler Beine beim Tastlauf geringer als beim Beutelauf zu sein. Am größten scheint die Streuung in beiden Fällen, im Gegensatz zur Springspinne, beim BP3 zu sein.

4.5.2.3 Vergleich: AG - SI

Ein Vergleich der Phasenrelationen von Sitticus mit denen von Agelena deckt keine großen Unterschiede auf. Der einzige größere Unterschied scheint die Gleichsinnigkeit der Bewegung der Vorderbeine bei der Springspinne zu sein, während L1 und R1 beim Tastlauf alternieren, beim Beutelauf auch nacheinander abgehoben werden, wenn auch nicht streng alternieren. Allerdings ist die Streuung bei den Phasenrelationen contralateraler Beine recht hoch, höher als bei Agelena. Dagegen ist die Streuung bei den Phasenrelationen ipsilateral-benachbarter Beine geringer als bei Agelena, zumindest von B1 in B2 und B3 in B4. Doch ist auch bei der Springspinne von B1 in B3 und B2 in B4 die Streuung am geringsten (wie bei Agelena). Auch die Streuung in der Diagonalen ist relativ gering.

4.5.2.4 Vergleich: AG/B - AG/F

Der Vergleich der Phasenrelationen des Beutelaufs der intakten Agelena mit denen der defekten Agelena zeigt ebenfalls keine größeren Unterschiede auf. Das stimmt mit den Schrittfolgen überein. Auch hier ließ sich kein Unterschied zwischen der intakten und der defekten Agelena nachweisen.

Auch stimmt es mit den Ergebnissen von Jacobi-Kleemann (1953) an Aranea diadema und von Bowerman (1975) an dem Skorpion Hadrurus arizonensis überein. Auch von Insekten ist bekannt, daß der Verlust eines Vorderbeines im Gegensatz zu dem Verlust mittlerer oder hinterer Beine keine oder geringe Umstellungen der zeitlichen Beziehungen der Beine zueinander hervorruft.

Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang vielleicht, daß man beim Spinnenfang häufig Tiere mit fehlenden Vorderbeinen, selten aber ein Tier mit fehlenden mittlerem oder Hinterbein findet.

Ob die minimalen, aber signifikanten Unterschiede ($B2_{u.S.}$ in $B3_{v.S.} \neq B2_{v.S.}$ in $B3_{u.S.}$ und $B2_{v.S.}$ in $B2_{u.S.} \neq B2_{u.S.}$ in $B2_{v.S.}$) zwischen rechter und linker Körperseite tatsächlich für die defekte Spinne charakteristisch sind, ließe sich erst sagen, wenn dieselben Tests bei der intakten Agelena durchgeführt würden. Interessanterweise liegen diese Unterschiede allerdings im vorderen Körperbereich, also nahe der defekten Stelle.

Die Streuung ist bei den Phasenrelationen ipsilateraler Beine auf der intakten Körperseite etwa ebenso groß, auf der defekten Körperseite geringer als bei der intakten Spinne. Auch bei den contralateralen Beinen ist die Streuung bei der defekten Spinne geringer.

Auch hier ist es fraglich, ob die Unterschiede in der Streuung der Phasenrelationen zwischen intakter und defekter Agelena tatsächlich auf verschieden starker Koppelung der Beine beruhen. Die Daten der defekten Agelena könnten schon deshalb weniger streuen, da der Geschwindigkeitsbereich der defekten Agelena geringer ist. Somit ist auch der Betrag der Änderung der Phasenrelationen mit der Laufgeschwindigkeit geringer. Wenn dies allerdings der einzige Grund für die geringere Streuung wäre, sollte die Streuung bei allen Phasenrelationen gleichmäßig abnehmen. Das ist nicht der Fall.

Interessant ist die Beziehung des Vorderbeines zu den übrigen Beinen der defekten Spinne. Die Kopplung zu L2 und R2 ist minimal. Auch hat die Streuung bei der Phasenrelation zum ipsilateralen 3. Bein zugenommen. Dagegen hat die Streuung in der Beziehung zum ipsilateralen 4. Bein abgenommen.

Es muß hierbei allerdings betont werden, daß das Messen des Horizontalwinkels beim Vorderbein besonders schwierig war. Seine Bewegungsweise wich sehr von der Bewegungsweise eines Vorderbeines einer intakten Spinne ab. Das Bein schwang oft vorn, vor dem Körper, über die Körperlängsachse hinaus auf die andere Körperseite. Hier wurde es dann auch aufgesetzt. Bei der Retraktion hatte das jeweils zur Folge, daß das Beinende unter dem Körper verschwand. Auch das erneute Abheben des Beines, das als Kriterium für den Beginn eines Schrittes gewählt worden war, war damit in diesen Fällen, wenn überhaupt, nur aus den seitlichen Film-Aufnahmen zu erkennen. Oft verlief aber auch die Bewegung des Vorderbeines mehr von Seite zu Seite als von vorn nach hinten. Das Bein scheint hierbei nur mehr eine Stützfunktion zu erfüllen, als auch noch einen Beitrag zur Lokomotion zu leisten. Die veränderte Bewegungsweise des Vorderbeines erschwerte die Messung des Horizontalwinkels außerordentlich. Es wäre möglich, daß die größere Streuung der Phasenrelationen von B1 zu anderen Beinen teilweise auf größere Meßungenauigkeit zurückzuführen ist.

4.5.2.5 Fazit

Abschließend läßt sich sagen: In der Tendenz zeigen sich zwar Unterschiede zwischen Beute- und Tastlauf, Agelena und Sitticus, Beutelauf intakter und defekter Agelena. Die Daten erlauben aber keine weitgehenden Aussagen. Die vorliegenden Ergebnisse stehen durchaus im Einklang mit den von anderen Arachniden (Jacobi-Kleemann, 1953, Wilson, 1967, Land, 1972, Bowerman, 1975a,b) und den meisten Insekten erhaltenen Ergebnissen: Ipsilateral und contralateral benachbarte Beine alternieren. Agelena und Sitticus laufen also nach einem Tetrapod-Schema (siehe Abb. 27).

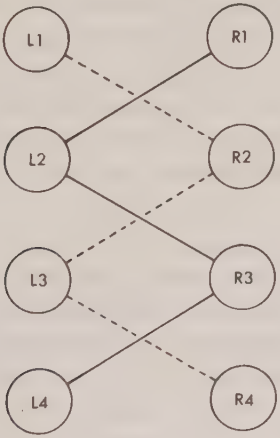


Abb. 27: Tetrapod-Schema. Die durch die durchgezogene Linie verbundenen Beine R1, L2, R3, L4 und die durch die unterbrochene Linie verbundenen Beine L1, R2, L3, R4 bilden jeweils eine funktionelle Gruppe, deren Mitglieder sich gleichsinnig zueinander bewegen. Dagegen bewegen sich die Beine der einen Gruppe alternierend zu denen der anderen Gruppe.

5. Diskussion der Ergebnisse in bezug auf die Lokomotion

5.1 Beutelauf - Tastlauf: Was bedeutet die unterschiedliche Koordination für das Nervensystem?

Das sogenannte "central programming" scheint die bisher bekannten Fakten am besten interpretieren zu können. Die Grundidee des "central programming" ist: Das ZNS generiert "pattern and sequence of motor nerve activity". Beim "central programming" sollen Start, Stop, Laufrichtung und Geschwindigkeit als Muster und Musterfolge an die Motoneurone gegeben werden. Sensorische Rückkopplung ist hierbei nicht notwendig, kann aber erfolgen. Beim Lauf scheint sensorische Rückkopplung eine größere Rolle zu spielen als beim Insektenflug (für einen Überblick siehe Delcomyn, 1977).

Die Idee des "central programming" ist aus der Arbeit an Insekten und Krebsen heraus entstanden. Wie fügen sich hier die Ergebnisse an Spinnen ein?

Es existieren bis jetzt keine elektrophysiologischen Untersuchungen von Motoneuronen oder Interneuronen. Es existieren nur wenige verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Spinnenlauf. Allen Untersuchungen gemein ist die Betonung der hohen Variabilität des Spinnenlaufs. Sowohl die Tarantel (Wilson, 1967) als auch Agelena zeigen alle sechs möglichen Schrittfolgen. Agelena kann dabei die verschiedenen Beinpaare 1 und 2 auf verschiedene Art bewegen. Zwischen der Bewegung der BP1 und 2 beim Beutelauf und der beim Tastlauf gibt es fließende Übergänge. Sowohl beim Beute- wie beim Tastlauf ist jede Schrittfolge möglich. Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer

bestimmten Schrittfolge ist für Beute- und Tastlauf jedoch verschieden. Auch gibt es Unterschiede im Winkelbereich der einzelnen Beine und dem Verhältnis Protraktions- zu Retraktionsdauer bei gleicher Geschwindigkeit.

Die unterschiedlichen Reize, die zur Auslösung von Tast- oder Beutelauf benutzt wurden, wurden i.a. nur solange gesetzt, bis die Spinne mit dem Lauf begann. Das bedeutet: Während des Laufes war die äußere Situation für die Spinne gleich, egal, ob sie einen Tast- oder Beutelauf absolvierte. Somit können die Sinnesorgane während des Laufens auch keine unterschiedliche Information aufgenommen haben.

Es erscheint zunächst sinnvoll, anzunehmen, daß bei den Spinnen das Laufen im Prinzip auf die gleiche Art funktioniert wie bei den Insekten oder Krebsen. Es wird also die Annahme gemacht: Auch bei den Spinnen werden Muster und Musterfolge der Motoneurone vom ZNS generiert.

Zweifelsohne müssen Muster und Musterfolge der Motoneurone verschieden sein, je nachdem, welche der sechs Schrittfolgen generiert wird und je nachdem, ob die Tastbewegung oder die normale Laufbewegung durchgeführt wird.

Damit ergeben sich folgende Fragen:
Wird vom ZNS ein "Grundmuster" erzeugt, das für jede Schrittfolge modifiziert wird? Wenn ja, wird es durch sensorische Rückkopplung modifiziert? Oder: Wird vom ZNS für jede Schrittfolge ein anderes Muster generiert? Wenn ja: Wann wird ein bestimmtes Muster generiert? Wird die Bewegungsweise und der zeitliche Verlauf der Bewegungsweise eines Beines vom gleichen Mechanismus gesteuert wie die(zeitliche) Kopplung

der Beine aneinander, die sich in den verschiedenen Schrittfolgen beziehungsweise den Phasenrelationen ausdrückt?

Eine Antwort auf diese Fragen wird man nur mit elektrophysiologischen Methoden finden können. Doch was läßt sich bis jetzt schon dazu sagen? Wo sind bisher ähnliche Phänomene beschrieben worden?

Bekannt ist von fast allen untersuchten Tieren eine Änderung der Schrittfolge in Zusammenhang mit einer Änderung der Geschwindigkeit, ebenso bei Belastungsänderungen. Bekannt ist, daß Beine nicht nur zum Geradeauslauf benutzt werden, sondern viele andere Funktionen erfüllen können. Bekannt ist auch die Bevorzugung einer Schrittfolge in einem bestimmten Altersstadium (Carausius morosus, Graham, 1972).

Hoyle (1976) schließt nach Erörterung all dieser Phänomene: "Leg co-ordination in walking can only be understood on the basis of there being a combination of reflex actions with one of several different central programs. The appropriate program must be selected on the basis of a multitude of factors, envolving many environmental aspects, from visual input to pheromone concentration. The multitude of variations in gait and sequence represent the extent to which an endogenous program and reflex actions are interacting."

Es gibt also sehr wahrscheinlich verschiedene zentrale Laufprogramme.
Bedeutet die Tatsache, daß die äußeren Bedingungen während Beute- und Tastlauf die gleichen waren, daß auch hier auf jeden Fall verschiedene zentrale Programme vorliegen müssen?

Nein, da nicht notwendigerweise identische Information auch identisch verarbeitet wird. Es ist durchaus möglich, daß in dem einen Fall irgendwelche sensorische Information das Muster der Motoneurone beeinflußt, daß in dem anderen Fall aber die Information "ignoriert" wird. Zum Beispiel werden während des Laufens einige Reflexe "abgeschaltet" (Barnes, Spirito, Evoy, 1972).

Unterschiedliche Verarbeitung sensorischer Information scheint auch bei der Krabbe Emerita analoga zu erfolgen. Bei dieser Krabbe lassen sich zwei Verhaltensweisen unterscheiden: "Schwimmen" und "Wassertreten" (Paul, 1976).

Der Hauptunterschied zwischen beiden Verhaltensweisen ist die Dauer der Retraktion (powerstroke): Während beim Schwimmen die Retraktion immer etwa die Hälfte des Bewegungszyklus ausmacht (je nach Zyklusdauer 80 - 400 msec), dauert beim Wassertreten die Retraktion 40 - 60 msec, obwohl die Zyklusdauer um das Sechsfache zunimmt.

Paul nimmt aufgrund von Amputationsversuchen u.a. an, daß beim Wassertreten Rückkopplung über Proprioreceptoren eine Rolle spielt, während im anderen Falle die sensorische Information unterdrückt wird. Es läßt sich zusätzlich ein "transitional behavior" beobachten: ein Verhalten, bei dem beide Mechanismen zusammenwirken sollen.

Insekten, die sich sowohl an Land wie auch im Wasser fortbewegen, zeigen dabei völlig verschiedene Bewegungen ihrer Extremitäten (Walcott, 1968, zitiert bei Delcomyn, 1977). Nach Delcomyn liegt es daher nahe, daß es sich hierbei um verschiedene neuronale Programme handelt.

Ob beim Tastlauf und Beutelauf von Agelena mehr als ein zentrales Programm vorliegt, muß offen bleiben. Einerseits verlaufen Tast- und Beutelauf in einigen Punkten doch recht unterschiedlich, andererseits gibt es auch hier, wie bei Emerita, ein "transitional behavior". Das kann, muß aber nicht, darauf zurückzuführen sein, daß ein neuronales Programm vorliegt.

Wie dem auch sei: Sollten das neuronale Programm oder die Programme durch sensorische Information modifiziert werden, so muß der Spinne in beiden Fällen die gleiche sensorische Information zur Verfügung stehen. Das würde im Falle, daß ein Programm vorliegt, bedeuten, daß auch Agelena, je nach Anlaß, sensorische Information verschieden auswertet.

5.2 Der Halt

Der Halt war bisher nur bei Spinnen bekannt (siehe auch Abschnitt 5.4). Bedeutsam für die Diskussion der neuronalen Grundlagen der Lokomotion ist weniger der Halt selbst, sondern die Fortsetzung des Laufs nach Ende des Halts unter Erhalt der jeweiligen Phasen der Beine.

Das entsprechende Phänomen beschreibt Land (1972) für die Springspinne Metaphidippus harfordi, die zwischen Drehungen einen Halt macht: "Do the legs return to a resting position after each turn, or if not, what happens to the stepping rhythm when the next turn begins? The answer to this is that there is no rest position, and that the rhythm of stepping is resumed at the beginning of the next turn, as though there had been no temporal gap."

Erst in letzter Zeit ist der Halt auch bei Insekten beobachtet worden (Carausius morosus, Wendler, mündl. Mitteilung).

Die Aussage über den Erhalt der Phasen der Beine während des Halts gilt nur für den Horizontalwinkel. Die Horizontalwinkel aller Beine bleiben während des ganzen Halts über in dem Zustand, in dem sie sich bei Unterbrechung des Laufs befanden. Der Halt ist dadurch beendet, daß sich die Horizontalwinkel wieder ändern. Die Änderung erfolgt immer so, daß der Bewegungszyklus, in dem sich ein Bein zu Beginn des Halts befand, am Ende des Halts fortgesetzt wird.

Beim Vertikalwinkel ist das anders: Hier wird zwar, befindet sich ein Bein in Stemmphase, während des Halts der Vertikalwinkel beibehalten, das heißt das Bein bleibt auf dem Netz aufgesetzt. Befindet sich das Bein dagegen in Schwingphase, wird es zu Beginn des Halts auf das Netz aufgesetzt. Der Vertikalwinkel wird also auf "Null" gestellt. Am Ende des Halts, wenn die Schwingphase fortgesetzt wird, wird das Bein wieder gehoben.

Das bedeutet: Bei den in Schwingphase befindlichen Beinen wird insgesamt ein Bewegungszyklus des Vertikalwinkels "eingeschoben". Die Phasenrelation Vertikalwinkel zu Horizontalwinkel ändert sich zu Beginn des Halts. Am Ende des Halts wird die "normale" Phasenrelation der beiden Winkel beim Lauf wieder hergestellt.

Es gibt also kein sofortiges "Einfrieren" der Bewegung. Es muß eine Übergangsphase zu Beginn und Ende des Halts geben, wo die Beine, die sich in Schwingphase befinden, aufgesetzt beziehungsweise abgehoben werden.

Welche Forderung ergibt sich aus dem bisher Gesagten? Es muß bei Einleitung des Halts erreicht werden, daß der Vertikalwinkel aller Beine auf "Null" gesetzt wird. Der Horizontalwinkel muß konstant gehalten werden. Über die Dauer des Halts hinweg müssen für jedes Bein zwei Informationen erhalten bleiben: (a) welcher Horizontalwinkel eingenommen wird und (b) welche Bewegungsrichtung des Beines vorliegt, also, ob der Winkel bei Wiederaufnahme der Horizontalbewegung größer oder kleiner werden soll und damit auch, ob der Vertikalwinkel bei Haltende zunächst so bleiben oder sich ändern soll.

Welche Möglichkeiten gibt es, diese Information von einigen msec bis zu einer halben Stunde oder länger zu erhalten?

Prinzipiell gibt es zwei Möglichkeiten: (1) Das Motorprogramm wird unterbrochen und läuft nach Ende des Halts weiter, (2) das Motorprogramm läuft auch während des Halts weiter, gelangt aber nicht mehr bis zu den Motoneuronen. Am Ende des Halts wird es im "richtigen Moment" wieder bis zu diesen durchgegeben.

Weder Möglichkeit (1) noch (2) lassen sich mit dem jetzigen Kenntnisstand ausschließen.
Möglichkeit (2) beinhaltet, daß die Dauer eines Halts nur das ganzzahlige Vielfache der Zyklusdauer sein kann. Das wäre bei genauerer Untersuchung des Halts nachprüfbar.

Den Erhalt der Information (a) könnte man sich folgendermaßen vorstellen:
Die Haltung, in der sich die Spinne während des Halts befindet, muß von der Muskulatur (siehe Abschnitt 5.3) aufrecht erhalten werden, indem die Muskeln einen bestimmten Spannungszustand beibehalten. Das erfordert die entsprechende Impulsrate in den Motoneuronen und

zum Beispiel den entsprechenden Spannungszustand in einem nicht-spikenden Oszillator eines jeden Beines. Die Information über den Ist-Winkel ist also mehrfach vorhanden, zumal sie zusätzlich noch aus den Meldungen der Propriorezeptoren hervorgeht (siehe Abschnitt 5.2).

Das bedeutet übrigens auch, daß die für die neuronale Verschaltung der Lokomotion geforderten Oszillatoren bei der Spinne keine Sinusoszillatoren sein können. Dagegen besteht die Möglichkeit, diese Oszillatoren als Kippschwinger zu betrachten, wie sie Wendler (1968) in seinem Analogmodell verwendet. Bei Kippschwingern ist es möglich, ein bestimmtes Ladungs- (= Erregungs)niveau zu halten.

Auch Land (1972) fordert aufgrund seiner Befunde an der Springspinne Metaphidippus Oszillatoren, die in jeder Phase ihres Zyklus stoppen und starten können. Auch nimmt er an, daß das "Gedächtnis" über die Position der Beine deren Position ist, wie sie von Propriorezeptoren ständig gemeldet wird.

Problematischer ist es, Vorstellungen darüber zu entwickeln, wie die Information (b) über den Halt hinweg bestehen bleibt.
Letztlich muß hier die Information gegeben werden, ob sich der gegebene Horizontalwinkel auf der ansteigenden oder der abfallenden Flanke der Bewegungskurve befindet. Das bedeutet: Die zwei-deutige Information über die Größe des Winkels muß eindeutig gemacht werden.

Prinzipiell wird zum Beispiel der Spannungszustand des Oszillators eines Beines, der für sich allein noch zweideutig ist, durch die Spannungszustände der übrigen Oszillatoren eindeutig. Das gilt lediglich

nicht für die Fälle, in denen die Phasenrelationen der Bewegungskurven genau 0.5 oder 1.0 sind (siehe Abb. 28). Diese treten zwar oft auf, jedoch nie bei allen Phasenrelationen gleichzeitig.
Die Information (b) ist also gegeben, wenn Information (a) gegeben ist.

Das gilt mathematisch. Sollte sich auch für die Spinne die Bewegungsrichtung der Beine nach Ende des Halts aus der Position der Beine während des Halts ergeben, ist zu fordern: Die einzelnen Oszillatoren müssen Informationen über den Spannungszustand der restlichen Oszillatoren erhalten und diese Informationen auch zu interpretieren wissen.

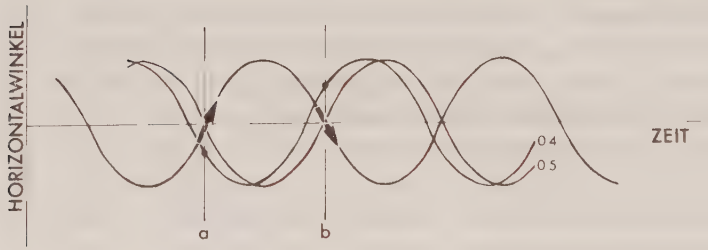


Abb. 28: Hypothetische Bewegungskurve eines Beines (weit ausgezogene Kurve). Zu den Zeiten a und b nimmt das Bein den gleichen Horizontalwinkel ein. Hierzu phasenverschobene Kurven kennzeichnen den Winkel eindeutig als zur auf- oder absteigenden Flanke der Bewegungskurve gehörig (Punkte, hier bei Phasenrelation 0.4), falls diese Kurve nicht um eine halbe oder ganze Phase (hier: Phasenrelation 0.5) verschoben sind.

5.3 Reichen die von der Spinne bekannten Sinnesorgane für eine Kontrolle der Beinbewegungen aus?

Aus der vorangegangenen Diskussion über den Tast- und Beutelauf ergibt sich die Frage, welche sensorischen Meldungen der Spinne während des Laufes denn zur Verfügung stehen könnten.

Sowohl die zeitlichen (Protraktions-, Retraktionsdauer) als auch die räumlichen (Schwingungsweite, Arbeitsbereich) Parameter ändern sich mit (a) der Laufgeschwindigkeit, (b) der "Stimmung", (c) der Anzahl der Beine. Das bedeutet, daß der Horizontalwinkel und seine zeitliche Änderung (Winkelgeschwindigkeit) der Beine ständig gesteuert und wohl auch überprüft wird.

Alle Modelle zur Kontrolle und Steuerung der Bewegung eines Beines oder aller Beine eines Tieres beinhalten die Eingabe sensorischer Information (Wendler, 1964, Wilson, 1967, Pearson und Iles, 1970, 1973, Delcomyn, 1971b, 1973, Land, 1972, Pearson, Fourtner und Wong, 1976, Graham, 1977). Sofern die Sinnesorgane dabei näher spezifiziert werden, so handelt es sich um tonisch und phasisch arbeitende Propriorezeptoren, die über den Kontraktionszustand der Muskeln, die Position der Gelenke, die Belastung der Extremitäten durch das Körpergewicht u.a. informieren, wie Dehnungsrezeptoren, Borstenfelder, Campaniforme Organe. Welche Sinnesorgane könnten bei der Spinne eine dieser Funktionen haben?

Die Gelenkrezeptoren sind Propriorezeptoren, zuerst von Parry (1960) bei Tegenaria atrica beschrieben, später vor allem von Rathmayer (1967) und Rathmayer und Koopmann (1970) an Vogelspinnen eingehend untersucht.

Bei der Tarantel Dugesiella hentzi fanden sie, daß jedes Beingelenk und die Pedipalpen mit mindestens zwei Gruppen von Propriorezeptoren ausgestattet sind. Insgesamt finden sich 18 Gruppen mit etwa 135 Neuronen. Es handelt sich vor allem um Gelenkrezeptoren, deren Ausläufer in der Epidermis der Gelenkmembranen endigen. Zusätzlich gibt es zwei Gruppen von Sinneszellen, die mit akzessorischen Muskeln in Verbindung stehen und deren Dendriten in einer Sehne endigen.

Elektrophysiologische Ableitungen hatten gezeigt, "daß diese Rezeptoren in der Lage sind, dem Zentralnervensystem Informationen sowohl über die Dauerstellung des nächstfolgenden distalen Beinabschnittes wie auch über Beginn, Richtung und Geschwindigkeit einer Bewegung in diesem Gelenk vermitteln zu können." (Rathmayer, 1967).

Die Arbeiten von Mill und Harris (1977) am Tibia-Metatarsus-Gelenk von Ciniflo unterstützen diese Ergebnisse.

Die Spaltsinnesorgane (lyriforme Organe, slit sense organs) scheinen nur zum Teil propriozeptive Funktionen zu erfüllen (Barth, 1976).

Sie finden sich im Exoskelett, vorwiegend seitlich an den Beinen in Gelenknähe, aber auch am übrigen Körper. Sie informieren über die Kompression des Spaltes, hervorgerufen durch Belastungen des Exoskeletts. Belastungen können hervorgerufen werden durch das Gewicht der Spinne beziehungsweise durch Verlagerungen des Gewichts. Die Spaltsinnesorgane informieren also eventuell über Schwerkraft und über Bewegungen der Extremitäten.

So hat man bei den entsprechenden Organen der Insekten, den Campaniformen Organen, gefunden: "The afferents from the campaniform sensilla of the trochanter strongly excite extensor motoneurones and are maximally active during the extension phase of leg movement. This reflex therefore functions to reinforce the centrally generated extensor burst and provides a mechanism to compensate für any variations in load. The input from the campaniform sensilla also depresses the rate of rhythmic leg movements by prolonging the duration of the extensor bursts. This inhibitory influence is important in regulating the rate of stepping and in co-ordinating the stepping movements of different legs." (Assel: Pearson, Fourtner und Wong, 1973).

Außerdem reagieren die Spaltsinnesorgane auf Schall und auf Vibrationsreize. Sie könnten also auch bei der Beutelokalisation und, nach Barth und Seyfarth (1971), bei der Idiothetik (Kinästhetik) eine Rolle spielen.

Die Funktion der "großen Haarsensillen" (large spines) ist noch unklar. Es scheint, als erfüllten sie mehrere Funktionen, die allerdings alle in Zusammenhang mit dem Körperturgor zu stehen scheinen.

Die großen Haarsensillen sitzen auf fast allen Gelenkgliedern, parallel zur Beinachse. Ihr Ende weist zum Beinende.

Sowohl Hippen (1975, an Tegenaria derhami) als auch Harris und Mill (1977a, an Ciniflo)berichten, daß die Antwort der großen Haarsensillen zwischen Ruhestellung und einem Winkel von 30 - 40° gering oder gleich Null ist. Eine Antwort erfolgt erst, wenn sie

noch weiter aufgerichtet sind. Aufgerichtet werden können die Sensillen durch äußere Einwirkung. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist aber infolge der Stellung der Sensillen am Bein gering. Eine zweite Möglichkeit, die Sensillen aufzurichten, besteht im Erhöhen des Körperturgors. Muskeln hierfür sind nicht vorhanden. Bereits Petrunkevitch (1910) beobachtete, daß sich durch Erhöhen des Körperturgors bei Injektion einer Färbelösung die Sensillen aufrichten.

Homann (1949) beschreibt ihre Bedeutung bei der Häutung der Spinnen, wobei wiederum erhöhter Turgor eine Rolle spielt: Die aufgerichteten Sensillen dienen beim Herausziehen der Beine aus der Exuvie als Widerlager.

Eine solche rein mechanische Funktion allein kann bereits die Innervierung der Sensillen, ihre Größe und ihre Position auf den Beinen erklären, ebenso den von Hippen erwähnten "Einklinkmechanismus".

Eine teilweise Funktion als Droh- und Verteidigungsmechanismus, wie sie Harris und Mill vorschlagen, scheint mir dagegen unwahrscheinlich, ebenso eine, von Hippen vorgeschlagene Funktion als "taktile Rezeptoren besonders im Bereich des Beutefangverhaltens".

Wahrscheinlicher scheint mir dagegen die Deutung von Harris und Mill, sie würden hauptsächlich als Lymphdruck-Rezeptoren (haemostatic pressure receptors) fungieren. Ob sie eine solche Funktion zusätzlich zu der von Homann beschriebenen erfüllen, muß allerdings noch festgestellt werden. Da die Streckung einiger Beingelenke durch den Körperturgor erfolgt (siehe Abschnitt 5.4), könnten auch die großen Haar-

sensillen bei der Lokomotion eine Rolle spielen.

Den Tasthaaren (tactile hairs) könnte ebenso eine Bedeutung zukommen, zum Beispiel um während der Retraktion Bodenkontakt zu melden. Dies gilt auch für die Chemorezeptiven Haare, von denen bei Ciniflo jedes mit 21 Neuronen ausgestattet ist. Davon sind zwei anscheinend mechanorezeptiv (Harris und Mill, 1977b).

Die Trichobothrien reagieren auf Luftströmungen und -vibrationen (Görner, 1965, Harris und Mill, 1977a). Durch ihr hohes Auflösungsvermögen und ihre Richtcharakteristik ist ihre Information ausreichend, um sich in Richtung einer potentiellen Beute orientieren zu können (Görner und Andrews, 1969). Ob ihnen auch eine Bedeutung bei der Lokomotion zukommen kann, ist fraglich. Zumindest ist anzunehmen, daß sie bei Beinbewegung in Schwingung geraten.

Interessanterweise finden sich bei allen Haartypen, ebenso bei den Spaltsinnesorganen, eine "silent unit". Diese morphologisch nachgewiesenen Neuronen haben bisher keinerlei Antwort auf Reizung gezeigt.

Die vorangehende Darstellung der bisher bekannten Mechanorezeptoren eines Spinnenbeins haben meines Erachtens gezeigt, daß sie zur Kontrolle der Beinbewegungen ausreichen würden. Mit ihrer Hilfe könnte sich die Spinne genauestens über die Bewegung oder die Stellung ihrer Beine informieren:
Die Gelenkrezeptoren geben zu jeder Zeit Auskunft über die Position des Beines, sowohl in Ruhe wie während der Bewegung. Die Spaltsinnesorgane informieren über die Belastung, der ein Bein ausgesetzt ist. Die Information ist verschieden, je nachdem, ob das Bein

aufgesetzt ist oder abgehoben, ob das Tier auf dem Netz läuft oder im Netz hängt, ob sich das Gewicht des Körpers auf alle Beine auswirken kann oder ob Beine fehlen. Die großen Haarsensillen informieren über hohen Lymphdruck in den Beinen, also wahrscheinlich bei Beinstreckung oder wenn sich sonst der Druck erhöht, wie zum Beispiel bei Schreck. Die Tasthaare und die mechanorezeptiven Neurone der Chemorezeptiven Haare melden Kontakt vom Bein mit Boden, Bein mit Bein, Bein mit Beute. Die Trichobothrien informieren über die Bewegung des Beines.

Es wäre allerdings wichtig für die Spinne, auch aus dem Thorax Information zum Beispiel über die Arbeit der für den Körperturgor verantwortlichen Muskeln (siehe Abschnitt 5.4) zu erhalten.

Die Funktion der hier aufgeführten Mechanorezeptoren scheint sich vielfach zu überlappen. Damit ergäbe sich eine Redundanz der Information. Das könnte erklären, wieso Ausschaltung eines bestimmten Rezeptortyps keine eindeutigen Änderungen im Verhalten hervorruft.

Das macht die Arbeit des Neurobiologen ohne Zweifel schwerer, der Spinne bietet es die Möglichkeit, viel Information, sichere Information und differenzierte Information über sich und die Umwelt zu erhalten.

5.4 Körperturgor und Lokomotion

Wie schon oben erwähnt wurde, gibt es einen gravierenden Unterschied zwischen den Insekten und den Krebsen einerseits und den Spinnen andererseits: Das Exoskelett der Spinnen wird durch das sogenannte "hydrostatische Skelett" unterstützt.

Es ist bekannt, daß der Lymphdruck, der dieses Phänomen hervorruft, bei der Häutung (Homann, 1949a,b) und beim Spinnen (Wilson, R.S., 1962a,b) eine Rolle spielt. Ellis (1944) vermutete, daß das auch bei der Lokomotion der Fall ist.
In diesem Abschnitt soll diskutiert werden, ob diese Vermutung stimmt und, falls die Vermutung zutrifft, welche Konsequenzen das für den Spinnenlauf hat.

Beim Spinnenbein besitzen zwei Gelenke nur Beuger-, jedoch keine Streckermuskeln: Das Femur-Patella-Gelenk und das Tibia-Metatarsus-Gelenk (siehe Abb. 29). Die Streckung kann nur durch Erhöhen des Lymphdrucks erfolgen. Beide Gelenke sind Scharniergelenke mit einer dorsalen Angel: Beugen und Strecken erfolgt demnach in der Vertikalebene (Frank, 1957, Parry, 1957).

Bevor näher auf den Mechanismus der Turgorerzeugung eingegangen wird, soll diskutiert werden, wieweit der Turgor zum Laufen wirklich notwendig ist. Diese Frage bedeutet letztlich: Wie werden die beiden oben genannten Gelenke beim Lauf benutzt? Wann werden sie gestreckt?

Die vorliegende Arbeit war nicht darauf angelegt, hierüber nähere Aufklärung zu bringen. Es läßt sich jedoch folgendes sagen: Je nach Beinpaar tritt beim Geradeauslauf eine Streckung des Beines in einer anderen Phase des Bewegungszyklus auf. Beim BP1 wird das Bein bei der Protraktion nach vorn gestreckt, es ist abgehoben und leistet in diesem Moment keinen Beitrag zum Vorwärtsschub. Beim BP4 ist es umgekehrt, das Bein wird während der Retraktion gestreckt, ist aufgesetzt und leistet Arbeit. Bei den BP2 und BP3 erfolgt während der Protraktion sicherlich auch ein Strecken der beiden Gelenke, zumin-

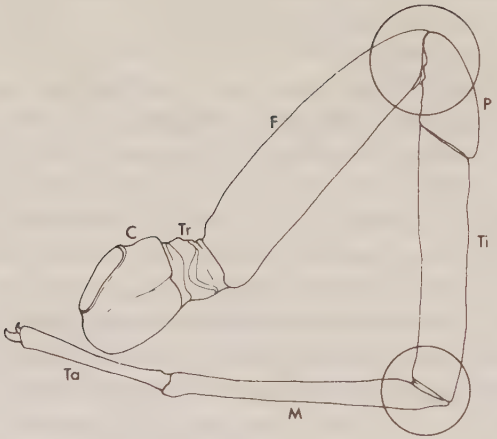


Abb. 29: Linkes Vorderbein (L1) einer weiblichen Agelena lab. von frontal gesehen. C Coxa, Tr Trochanter, F Femur, P Patella, Ti Tibia, M Metatarsus, Ta Tarsus. Die hydraulisch gestreckten Femur-Patella- und Tibia-Metatarsus-Gelenke sind eingekreist. Vergrößerung: 14-fach.

dest aber des Femur-Patella-Gelenks, da ein Heben dieser Beine gewiß nur zum geringsten Teil im Coxa-Trochanter- und Trochanter-Femur-Gelenk erfolgt (den restlichen, in der Vertikalebene arbeitenden Gelenken). Zusätzlich gilt für alle Beinpaare mehr oder weniger, daß diese Gelenke auch an der Erzeugung des Horizontalwinkels beteiligt sein können, obwohl die Gelenke in der Vertikalen arbeiten. Dies rührt daher, daß die Beine in einigen Phasen des Bewegungszyklus gedreht werden (Ehlers, 1939, Frank, 1957), zumindest bei höheren Geschwindigkeiten. Das bedeutet, daß wahrschein-

lich auch während der Retraktion die beiden Gelenke bei BP2 und BP3 gestreckt werden.

Es zeigt sich: Während der Lokomotion erfolgt eine Streckung der Femur-Patella- und Tibia-Metatarsus-Gelenke. Die Streckung erfolgt je nach BP in verschiedenen Phasen des Bewegungszyklus. Damit ist anzunehmen, daß bei höheren Geschwindigkeiten ständig eines oder mehrere dieser 16 "Hydraulik"-Gelenke gestreckt ist. Die Kraft, die zum Strecken aufgewandt werden muß, ist abhängig von Bein, Bewegungsphase und Geschwindigkeit.

Demnach spielt der Turgor bei der Lokomotion eine nicht unwesentliche Rolle.

Wie wird der Turgor erzeugt?
Zu dieser Frage wurden in den letzten Jahren einige Untersuchungen durchgeführt (Parry und Brown, 1959a,b, Wilson, R.S., 1970, Stewart und Martin, 1974, Anderson und Prestwich, 1975). Der Mechanismus der Turgorerzeugung ist noch längst nicht in allen Einzelheiten aufgeklärt, jedoch scheint der Grundmechanismus klar zu sein.

Die Druckerhöhung ist nicht lokal auf die Gelenke oder Beine beschränkt, sondern erstreckt sich auf das ganze Tier. An der Druckerzeugung hat anscheinend das Herz, im Opisthosoma gelegen, den geringsten Anteil. Der Druck wird durch die Kontraktion verschiedener Muskeln erzeugt.

Die Frage, welche Muskeln welchen Anteil daran haben, ist umstritten. Sicher scheint: Im Opisthosoma sind es vorwiegend subcuticulare Muskeln, die das Opisthosoma umschließen. Im Prosoma bewirken vorwiegend die

musculi laterales die Druckerhöhung. Diese inserieren am seitlichen Rand des Carapax und am Epimeron, das in Coxen mit dem Carapax verbindet (Brown, 1939). Der dazwischenliegende, seitliche Teil des Exoskeletts ist flexibel. Bei Kontraktion der musculi laterales senkt sich der Carapax, das Volumen verringert sich, der Druck erhöht sich.

Es gibt lokale Druckunterschiede, die teils real zu sein, teils auf Meßungenauigkeiten zu beruhen scheinen. Die Autoren sind sich darin einig, daß der Druck im Opisthosoma geringer als im Prosoma ist. Dies wird so interpretiert: Der Druck muß geringer sein, um den Rückfluß der Lymphe zum Herzen zu gewährleisten, andererseits muß Druck im Opisthosoma vorhanden sein, damit nicht bei prosomaler Druckerhöhung alle Lymphe lediglich ins Opisthosoma gedrückt wird. Dies wäre möglich, da die Lymphe zwischen Prosoma und Opisthosoma frei durch das Pedicel fließen kann.

Für die Beinbewegung sollen vor allem die musculi laterales verantwortlich sein. Der Druck wirkt anscheinend auf alle Beine gleichmäßig. Nirgendwo werden irgendwelche morphologischen Strukturen erwähnt, die eventuell dazu dienen könnten, den Druck nur in den Beinen zu erhöhen, die gestreckt werden sollen. Auch die Druckregistrierungen, die zum Teil an zwei Beinen gleichzeitig erfolgten, weisen darauf hin.

Der Druck, der bei einer Spinne unter Versuchsbedingungen gemessen wird, ist wahrscheinlich höher als der einer ruhenden, "ungestreßten" Spinne. Dieser Druck beträgt je nach Meßmethode und Spinnenart 30 - 50 mmHg im Prosoma und in den Beinen.

Beim Lauf erhöht sich dieser Druck auf 40 - 60 mm Hg, bei Kampf (struggle) und starker Reizung (Anpusten, mit dem Pinsel stoßen) ist der Druck noch höher (bis max. 480 mm Hg).

Die Druckerhöhung für den Lauf tritt auf, bevor das Tier zu laufen beginnt. Nach dem Lauf nimmt der Druck mehr oder weniger langsam ab. Während des Laufes kann der Druck vielfach kurzfristig wesentlich höher sein (Transienten), sowohl im Prosoma wie in den Beinen.

Die Interpretation dieser Transienten ist bis jetzt nur zum Teil möglich, da sich Druckänderungen im Prosoma auch auf den Druck in den Beinen auswirken, Druckänderungen in den Beinen aber auch auf den Druck im Prosoma. So läßt sich beim Beugen eines Beines eine Transiente registrieren, da hierdurch eine geringfügige Volumenverminderung erfolgt und damit ein Druckanstieg. Das Strecken eines Beines ergibt umgedreht kurzfristig eine Druckabnahme. Bei Messung des Drucks und gleichzeitiger Registrierung der Bewegungen ließe sich eventuell klären. welche Druckerhöhungen und -erniedrigungen Folgen welcher Bewegungen sind und ob und welche Transienten Ursachen welcher Bewegungen sind. Gesichert scheint: Für den Lauf erfolgt eine Druckerhöhung im Prosoma, die auf alle Beine wirkt. Dieser erhöhte Druck besteht während des ganzen Laufs kurz vorher und kurz danach. Diese Druckerhöhung wird für die Streckung der beiden Gelenke als ausreichend angesehen.

Welche Konsequenzen hat ein solcher Mechanismus für die Lokomotion?
Bevor die Spinne von der Ruhestellung in den Lauf übergeht, steigt zunächst der Druck im Prosoma und in den Beinen bis auf eine Höhe an, die eine Beinstreckung

erlaubt. Das bedeutet: Wenn in den betreffenden Gelenken die Beugermuskeln dem Hämolymphdruck nicht entgegenarbeiteten, streckten sich in dieser Phase alle acht Beine. Das gleiche gilt eine zeitlang nach Beendigung des Laufs.

Beginnt dann der Lauf, indem ein Bein abgehoben und gestreckt wird, so kann dies nur dadurch erfolgen, daß die Beuger an den betreffenden Gelenken erschlaffen. Das Maß der Erschlaffung und die Höhe des Lymphdrucks bestimmen den Winkel und die Winkelgeschwindigkeit der Streckung.

Da der Lymphdruck während des Laufs der maximal benötigte sein muß, also vielfach überoptimal sein wird, wird eine Feinregelung der Streckung durch die Beugermuskeln erfolgen müssen.
Beim Beugen der Beine müssen die Beuger gegen den Hämolymphdruck arbeiten.

Ein ähnlicher Mechanismus wurde auch schon von anderen Autoren vermutet (Stewart und Martin, 1974, Anderson und Prestwich, 1975): und Parry (1957): "The flexors might act in antagonism to the blood-pressure of the leg so that extension occurred when the flexors were inhibited... The rate of extension would be determined by the rate of relaxation of the flexors, subject to a maximum rate determined by the hydrodynamics of the system."

Die an der Lokomotion beteiligten Muskeln sind also einmal Beuger und Strecker im Bein und zum anderen Muskeln im Körper, die, indirekt, die Streckung des Beines in zwei Gelenken bewirken. Einen Antagonismus zwischen den betreffenden Beugern im Bein und den "Streckern" im Körper anzunehmen, wie er von den In-

sekten und anderen Arthropoden im Wechselspiel von Beuger und Strecker bekannt ist und sich auch bei Ableitungen von den Motoneuronen zeigt, ist nach den bisher bekannten Fakten unsinnig. Die Beuger der beiden "Hydraulik"-Gelenke müssen ständig aktiv sein, während des ganzen Bewegungszyklus, in einem sich zyklisch ändernden Ausmaß.

Eine Phasenkopplung der "Strecker" im Körper zu den Beugern der beiden Gelenke ist nicht notwendig, da nur der zum Strecken benötigte Lymphdruck aufrecht erhalten werden muß. Hierzu ist Kontraktion notwendig, nicht aber Kontraktion zu einem bestimmten Zeitpunkt.

Aus dem bisher Gesagten folgt also die Annahme, daß die im Vergleich zu den Insekten und Crustacen veränderten morphologischen Strukturen der Spinnen auch Veränderungen in Muster und Musterfolge der Aktivität der Motoneurone erfordern, eventuell auch im gesamten, vom ZNS generierten neuronalen Programm. Eine Überprüfung mit elektrophysiologischen Methoden wäre äußerst interessant. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die den Insekten äußerlich sehr ähnliche Fortbewegungsweise der Spinnen also wahrscheinlich durch ein anderes neuronales Programm hervorgerufen wird.

Damit ist der evolutionistische Ansatz Hoyle's[1] (1976),

---

1) "We may ask the important question:'Is it possible, that neural programs generating motor patterns have remained relatively fixed and that it is peripheral (ultimately tension) responses to the fixed outputs that have varied to meet adaptive needs?' An affirmative answer to the question is extremely likely, in my opinion." (Hoyle, 1976)

bei der Evolution des lokomotorischen Verhaltens der Arthropoden seien die neuronalen Programme relativ konstant geblieben, in Frage gestellt. Zumindest die Spinnen können hierbei aus der "Reihe tanzen", eventuell auch andere Tiergruppen mit hydrostatischem Skelett wie zum Beispiel die Myriapoda oder die Opiliones.

In dem Zusammenhang "Körperturgor und Lokomotion" muß auch der Halt (siehe Abschnitt 4.1.1.2.3 und 5.2) nochmals diskutiert werden.

Alle Autoren (Wilson, R.S., 1970, Wilson, R.S. und Bullock, 1973, Stewart und Martin, 1974, Anderson und Prestwich, 1975) sind sich darin einig, daß die zu beobachtenden längeren Halts nach Läufen oder starker Reizung als "Erholungspausen" anzusehen sind. Die Ursache dieser Pausen ist noch unklar. Auch die spärlichen Untersuchungen hierzu haben keine eindeutige Lösung gebracht. Alle Autoren vermuten, daß die Hämolymphe beziehungsweise das hydraulische System der Spinnen hierfür verantwortlich ist. Die Hämolymphe ist einerseits Medium zur Druckerzeugung, andererseits Medium für den Gastransport. Dementsprechend wird einerseits vermutet, nach längerem Laufen hätten die Beine zuviel Lymphe verloren und/oder das Prosoma habe zuviel Lymphe in das Opisthosoma gepreßt, so daß in der Erholungspause wieder ein Lymphausgleich stattzufinden habe. Andererseits soll durch das Lymphdefizit in Prosoma und den Beinen ein Sauerstoffdefizit entstehen, welches ausgeglichen werden müsse.

Welche dieser möglichen Ursachen zutrifft oder zutreffen, darüber gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Auch wird bezweifelt, ob nach einem

normalen Lauf, also nicht nach einem vom Experimentator erzwungenen Fluchtlauf oder nach heftiger Abwehr ständiger Pinselattacken, die Spinnen diese "Erholungspausen" überhaupt brauchen.

Auch ohne endgültige Lösung des Problems ist folgende Aussage möglich:

- Auch wenn eine oder mehrere der oben genannten Ursachen zutreffen sollten, was wahrscheinlich ist, so widerspricht dies nicht der in Abschnitt 6.1 gebotenen möglichen Erklärung über die Nutzung dieser Pausen zur Beutelokalisation.
- Nur bei länger anhaltenden Pausen scheint es sinnvoll, einen der oben angeführten Punkte als deren unmittelbare Ursache anzunehmen. Bei den Pausen (Halts) im Millisekunden- und Sekundenbereich scheint eine Erholung von irgendwelchen Insuffizienzen ausgeschlossen, das Moment der Beutelokalisation also alleinige Ursache für den Halt zu sein.

Dies wiederum schließt nicht aus, daß Pausen ursprünglich nur aus einem der oben genannten Gründe gemacht wurden und das Moment der Beutelokalisation erst später hinzukam.

6. Diskussion der Ergebnisse in bezug auf die Orientierung

6.1 Der Halt

Es ergibt sich die Frage nach der Funktion der Halts. Da die Haltdauer nicht unmittelbar mit der Laufgeschwindigkeit und der Laufstrecke zwischen zwei Halts korreliert sein kann, ist fraglich, ob der Halt eine Funktion erfüllt, die unmittelbar vom Lauf bedingt wird (siehe hierzu auch Abschnitt 5.4).

Bei den wenigen Läufen von Agelena, die ich erhielt, als die Spinne zurück zur Warte lief, fiel auf, daß hierbei der Lauf selten unterbrochen wurde, während bei Beuteläufen immer Halts vorkommen. Auch Görner fand bei Beuteläufen mehr Halts als beim Lauf zurück zur Warte (Görner, mündl. Mitteilung).

Die ähnliche minimale Haltdauer bei Agelena und Sitticus könnte ein Hinweis darauf sein, daß dem Halt eine Funktion bei der Beutelokalisation zukommt, was noch zu überprüfen ist. Ein Halt könnte für eine Überprüfung und Neuorientierung der Spinne bezüglich des Beuteobjekts notwendig sein.

Es ist wahrscheinlich, daß die Eigenbewegung der Spinne die vom Beuteobjekt ausgehenden Signale verändert, und deshalb die Registrierung der von der Beute ausgehenden Geräusche als auch der Netzvibration erschwert, zumal die Rezeptoren hierfür wahrscheinlich in den Beinen liegen (siehe hierzu Abschnitt 5.3).

Es wäre zu prüfen, ob Richtungsänderungen, die größer als die bei den Pendelbewegungen sind, immer ein Halt vorangeht.

Die Befunde über die unterschiedlichen Haltdauern bei intakten und defekten Tieren fügen sich zwanglos ein, wenn man annimmt, daß nicht nur ein Beinpaar, sondern mehrere Beinpaare oder alle Beine an der Lokalisation beteiligt sind. In diesem Fall ist es möglich, daß die Spinne bei verringerter Anzahl von Rezeptoren über eine längere Zeit Daten aufnimmt, um einen ähnlichen Grad von Lokalisationsgenauigkeit zu erzielen.

Das Beuteortungssystem des Rückenschwimmers Notonecta zum Beispiel arbeitet mit Vibrationsrezeptoren in den Vorder- und Mittelbeinen, die auf Oberflächenwellen reagieren (Wiese, 1972, Markl, Lang, Wiese, 1973). Murphey und Mendenhall (1973) zeigten, daß hier der Erregungsvergleich auch zwischen den Rezeptoren verschiedener Beine erfolgt.

Es wäre leicht zu überprüfen, ob die Haltdauern von Spinnen, denen man gezielt eines oder mehrere Beine, symmetrisch oder asymmetrisch, entfernt hat, verschieden sind.

Technisch aufwendiger, aber auch erfolgversprechender, wäre ein Versuch, bei dem das Vibrieren des Summers am Netz unterbrochen würde, sobald die Spinne einen Halt begonnen hat.

6.2 Die idiothetische Orientierung

Nach einer Definition vom H. und M.-L. Mittelstaedt (1973) ist Idiothetik die Orientierung nach Eigeninformation. Eigeninformation ist: Die Rauminformation wird "den vom Organismus selbst erzeugten Signalen entnommen, die mit der Raumlage und deren Änderung

unter Normalbedingungen notwendig gekoppelt sind, also z. B. den motorischen Kommandos, den propriorezeptiven Meldungen über das Verhalten der Motorik oder auch den abgespeicherten Werten dieser Signale."

Die Spinne kann aufgrund solcher Eigeninformation von jedem beliebigen Ort ihres Netzes, zu dem sie auf jedem beliebigen Weg gelangt ist, auf kürzestem Wege zu ihrer Warte zurückfinden. Agelena verfügt hierbei sowohl über eine Richtungs- wie eine Entfernungsorientierung.

Sie vermag sich also auch ohne "richtende Außenreize" zu orientieren. Bereits Bartels (1929) und Holzapfel (1934, 1935) vermuteten, daß Agelena fähig sei, sich idiothetisch (kinästhetisch) zu orientieren. Görner und Mitarbeiter haben das bewiesen (Görner, 1958, 1966, 1972, 1973, Moller, 1970, Dornfeldt, 1975a,b).

H. und M.-L. Mittelstaedt (1973) stellten für die idiothetische Orientierung von Agelena eine Hypothese auf, die ein Wirkungsgefüge nach der Bikomponentenhypothese verwendet: Die Sinus- und Cosinuskomponenten der idiothetischen Azimute werden über die Laufstrecke integriert. Eine Integration über die Zeit nach Multiplikation mit der Laufgeschwindigkeit ist nach den Autoren eine mögliche Alternative. Diese Daten befinden sich im "Mittelkursspeicher", der sich dann auf dem Heimweg zur Warte schrittweise entlädt.

Dornfeldt (1975b) stellte zur Erklärung der idiothetischen Orientierung von Agelena eine Vektorhypothese auf.

In beiden Fällen wird, um auch Versuche erklären zu können, bei denen sowohl idiothetische als auch

allothetische (Fremdinformation, hier: optische) Information vorlag, angenommen, daß allothetische und idiothetische Information zusammen in einem Wirkungsgefüge verarbeitet werden.

Auch für die Jagdspinne Cupiennius salei ist eine idiothetische Raumorientierung nachgewiesen (Barth und Seyfarth, 1971, Seyfarth und Barth, 1972). Dabei handelt es sich sowohl um eine Richtungs- wie Entfernungsorientierung.

Wie die Verrechnung innerhalb des Wirkungsgefüges auch sei: sicher ist, daß Agelena auf dem Hinweg zu einer Beute Daten speichert, die ihr erlauben, zur Warte zurückzufinden. Diese Daten informieren sowohl über Richtung wie Entfernung. Sie können rein idiothetischer Natur sein. Das heißt: Agelena muß über eine Kontrolle der Bewegungen und über einen "Speicher" verfügen (Görner, 1973).

Welcher Art der Speicher ist, soll hier nicht näher diskutiert werden.
Es ist anzunehmen, daß die Verarbeitung der Daten wie deren Speicherung im ZNS stattfindet, da im Normalfall anscheinend die verschiedenste Information, idiothetische wie allothetische, verarbeitet wird.

Hier soll die Frage diskutiert werden: Welcher Art ist die idiothetische Information, die ein Äquivalent für Richtung und Entfernung zur Warte darstellt?

Es bestehen zwei Möglichkeiten: (a) Die Information könnte efferent sein, also entweder aus den Kommandos an die Muskeln oder deren Efferenzkopien bestehen, (b) die Information könnte afferent sein, also aus den Meldungen von Propriorezeptoren bestehen (Görner, 1966).

Eine Orientierung ohne richtende Außenreize ist per se sehr störanfällig, da einmal gemachte Fehler nicht mehr korrigiert werden können (Scharstein, 1978). Wie Scharstein zeigte, ist sie aus diesem Grunde auch nur geeignet, auf kurzen Laufstrecken zum Ziel zu führen. Wollte man ein solches System bauen, würde man daher versuchen, möglichst viel und genaue Daten präzise zu verarbeiten und zu speichern. Auch der daran anschließende Vorgang, die Daten abzuberufen und wiederum in eine Bewegungsfolge zu transformieren, müßte präzise ablaufen.
Daher ist es sinnvoller, in einem solchen System Information über die Bewegung, die erfolgte, zu speichern und nicht Information über die Bewegung, die beabsichtigt ist.

Das bedeutet: Es ist nicht möglich zu entscheiden, ob Afferenzen oder Efferenzen gespeichert werden. Die Erfordernisse an die Präzision des Systems lassen die Speicherung von Afferenzen oder einer Kombination von Afferenzen und Efferenzen als wahrscheinlich erscheinen.

Beim Gegenwendeverhalten der Juliden, das von vielen Autoren mit der idiothetischen Orientierung in Verbindung gebracht wird (für eine Übersicht siehe: von Hagen, 1967), ist nachgewiesen, daß die Information über den gewendeten Winkel aus Afferenzen stammt (Burger, 1970, 1971).
Ich nehme also für die nun folgende Diskussion an, die Information sei afferenten Ursprungs.

Die nun zu diskutierende Frage lautet: Woher stammen die Afferenzen? Sie können aus anatomischen Gründen zum allergrößten Teil nur aus den Beinen stammen, nicht, wie bei der Gegenwendung der Juliden von Segmentabbiegungen herrühren (Burger, 1970, 1971).

Stammt die Information von allen Beinen? Stammt sie von mehreren Sinnesorgan-Typen?

Aus den oben genannten Gründen spricht die Wahrscheinlichkeit dafür. Es ist anzunehmen, daß die Afferenzen von allen Beinen und eventuell aus dem Thorax (siehe Abschnitt 5.4) und von mehreren Sinnesorgan-Typen (siehe Abschnitt 5.3) stammen. Das bietet mehr Redundanz und Information und erhöht somit die Präzision des Systems.

Natürlich erhöht sich die Komplexität des die Afferenzen aufnehmenden und verarbeitenden Systems außerordentlich, wenn viele oder alle Sinnesorgan-Typen aller Beine beteiligt sind. Das spricht aber nicht gegen ein solches System, zumal selbst "einfachste" Verhaltensweisen auf neuronaler Ebene häufig eine hohe Komplexität aufweisen.

Läßt man diese theoretischen Überlegungen beiseite, so böte sich nach den vom Lauf her hier vorliegenden Ergebnissen viel eher die Annahme an, die beiden mittleren oder eines der beiden mittleren Beinpaare lieferten die Afferenzen. Ein solches System wäre sehr einleuchtend, da allein bei diesen beiden Beinpaaren die Schwingungsweite der Schrittlänge, also letztlich der Laufstrecke proportional ist. Allerdings ist fraglich, ob das nicht nur für den Experimentator, sondern auch für das Daten verarbeitende System als Vereinfachung anzusehen ist.

Aber folgende Ergebnisse über die Wende sprechen gegen die Datenaufnahme über ein oder zwei Beinpaare: Die Wende wird, anscheinend je nach Größe des gedrehten Winkels, verschieden ausgeführt (Fröhlich, unveröffentlicht): Bei großen Wenden, bei denen mehr

oder weniger auf der Stelle gedreht wird, schwingen alle Beine im Verlauf der Drehung um die Körperhochachse, bis die Spinne sich in die neue Laufrichtung eingestellt hat. Lediglich eines der Hinterbeine bleibt während der ganzen Wende über auf dem Netz. Bei kleineren Wenden gibt es dagegen eine Art von "Funktionsteilung" der Beine: Es können zum Beispiel BP2-4 noch normale Laufbewegungen machen, während das Beinpaar 1 die Spinne nach rechts oder links dreht. Es können auch die beiden vorderen Beinpaare drehen, die beiden hinteren noch normal weiterlaufen. Oder aber es verhalten sich alle Beinpaare bis auf das BP3 wie bei der großen Wende.

Diese Beinbewegungen führen dazu, daß die Spinne sich bei kleineren Wenden nicht am Ort dreht, sondern sich gleichzeitig noch vorwärts bewegt.

Die Konsequenz aus dieser "Funktionsteilung" der Beine bei der Wende ist: Die Bewegung, die ein Beinpaar ausführt, ist der Bewegung des ganzen Tieres nicht äquivalent.

Das bedeutet: Auch die Meldungen, die die Sinnesorgane eines Beinpaares liefern können, sind der Gesamtbewegung nicht äquivalent. Da aber auch Wenden bei der Datenaufnahme für die Idiothetik mit verrechnet werden, zum Beispiel wenn die Spinne auf Umwegen zur Beute gelockt wird, müssen mehrere Beinpaare die Afferenzen liefern.

Es ist kaum anzunehmen, daß je nach Durchführung der Drehung verschiedene Beinpaare diese Aufgabe über-

nehmen. Viel wahrscheinlicher ist, daß immer alle Beine daran beteiligt sind.

Nun zur Frage, ob nur ein Sinnesorgan-Typ an der Datenaufnahme beteiligt sei.

Außer den obigen theoretischen Überlegungen spricht ein weiterer Punkt dagegen: Es ist wahrscheinlich, daß die Daten ohnehin vorliegen. Beispielsweise scheinen sie notwendig zur Regelung der Lokomotion (siehe Abschnitt 5.3). Es ist anzunhemen, daß die Daten dann auch an anderer Stelle, wo sie ebenfalls gebraucht werden, verwandt werden. Es scheint daher nicht wahrscheinlich, daß die Laufkoordination von andern Mechanorezeptoren kontrolliert wird als die Idiothetische Orientierung. Diese Möglichkeit wird von Seyfarth und Barth (1972) diskutiert. Sie nehmen an, daß die Laufkoordination vor allem von den Gelenkrezeptoren (siehe Abschnitt 5.3) kontrolliert wird. Die idiothetische Orientierung dagegen soll vor allem durch die Lyriformen Sensillen kontrolliert werden.

Das Argument hierfür ist: Durch die Zerstörung bestimmter Lyriformer Sensillen würde zwar die idiothetische Orientierung stark gestört, nicht aber die Lokomotion.

Dagegen ist zu sagen: Es ist nicht nachgewiesen, daß die Lokomotion durch Zerstörung der Lyriformen Sensillen nicht beeinflußt wurde. Rußspurversuche und reine Beobachtung mit dem Auge (Albrecht, 1970), wie sie von den Autoren angeführt werden, sind ungeeignet, eingehendere Aussagen über das Lokomotionsverhalten zu machen. Ein Beispiel: Man kann bei Beobachtung die Rußspuren nur grob einteilen in Gruppen wie "Spinne langsam gelaufen", "Spinne schnell gelau-

fen". Das hat zur Folge, daß eventuelle geringfügige Abweichungen der Schrittlänge von Tieren, denen die lyriformen Organe zerstört wurden, von der Schrittlänge normaler Tiere nicht unterschieden werden können: Da die Schrittfolge beim Beutelauf (zumindest bei Agelena) von der Laufgeschwindigkeit abhängt, werden bei grober Einteilung der Läufe feinere Unterschiede in der statistischen Streuung untergehen. Auch sind, allein mit Beobachtung, nur allergröbste Koordinationsänderungen auszumachen. Es ist nicht zu erwarten, daß Änderungen in der Lokomotion sehr groß ausfallen (siehe Abschnitt 5.3).

Ob also nur die idiothetische Orientierung, nicht aber die Lokomotion durch Zerstören eines Teils der Lyriformen Organe gestört wird, muß überprüft werden.

Viel wichtiger ist allerdings ein anderer Punkt. Dieser Punkt ist meines Erachtens überhaupt die Crux für den experimentellen Zugang zur Aufklärung des Wirkungsgefüges der idiothetischen Orientierung: Die idiothetische Orientierung ist in allen den Teilen ihres Verlaufs, in dem sie verhaltensphysiologischen Methoden zugänglich ist, mit der Lokomotion verbunden.

Das bedeutet beispielsweise für die Versuche von Seyfarth und Barth (1972): Selbst wenn nach Zerstörung Lyriformer Sensillen bei Cupiennius die Lokomotion unbeeinflußt, die idiothetische Orientierung dagegen gestört scheint, darf nicht daraus geschlossen werden, daß die Lyriformen Sensillen die idiothetische Orientierung, nicht aber die Lokomotion beeinflussen.

Das liegt an der Unmöglichkeit, in diesem Falle festzulegen, wann im Verlauf des Prozesses der idiothetischen Orientierung die Störung auftritt. Diese Störung kann an zwei Stellen erfolgen: (a) bei der Datenaufnahme über die Lyriformen Sensillen auf dem Hinweg und/oder (b) bei der Kontrolle des Rückwegs durch die Lyriformen Sensillen. Diese beiden Möglichkeiten wurden auch schon von Barth (1976) diskutiert. (a) bedeutet: Es werden falsche Daten in den idiothetischen Speicher aufgenommen. (b) bedeutet: Es werden richtige Speicherdaten falsch interpretiert.

Damit sind Seyfarth und Barth nicht widerlegt. Es ist nur gezeigt worden, daß die Ausschaltversuche an den Lyriformen Sensillen von Cupiennius keinen Beweis für die Annahme darstellen, daß die Laufkoordination von anderen Mechanorezeptoren kontrolliert wird als die idiothetische Orientierung.

Ein Beweis gegen die Hypothese von Seyfarth und Barth läge nur vor, wenn sich die Zugehörigkeit eines Sinnesorgan-Typs zu beiden Funktionskreisen zeigen ließe.

Das wird nur möglich sein, wenn sich ein Weg findet, (a) und (b) im Experiment voneinander zu trennen. Dann, und auch nur dann, wird es ebenfalls möglich sein, das Wirkungsgefüge der idiothetischen Orientierung etwas näher aufzuschlüsseln.

Als Weg bietet sich an: die reversible Störung von Sinnesorganen.
Eine Möglichkeit zum Beispiel wäre das Anbringen von Klemmen über den Lyriformen Crganen. Bässler (1977) brachte solche Klemmen am Trochanter der Beine der Stabheuschrecke Carausius morosus an, um den Einfluß der Campaniformen Sensillen auf die Lokomotion zu un-

tersuchen. Wenn es gelänge, damit entweder auf dem Hin- oder dem Rückwege Falschmeldungen ins System einzuschleusen, wäre (a) und (b) voneinander zu trennen.

Eine andere Möglichkeit wäre das Implantieren von Elektroden, vorausgesetzt, sie gestatteten normales Verhalten, ähnlich wie das Elsner (1975) an Heuschrecken machte. Einerseits, um auch hier Störungen zu setzen. Andererseits, um eventuell in der Kombination mit elektrophysiologischen Methoden weitere Fragen an das System stellen zu können.

Allerdings sind Spinnen weitaus "sensiblere" Tiere als Heuschrecken: Sie zeigen keine stereotypen Verhaltensweisen. Ihr hydrostatisches Skelett (siehe Abschnitt 5.4) wird elektrophysiologische Experimente am intakten Tier sehr erschweren. Das macht fraglich, ob solche experimentellen Ansätze möglich sind.

Aber nur, wenn ein Weg gefunden wird, die einzelnen Sinnesorgan-Typen reversibel zu stören, wird es im Prinzip möglich sein, die Fragen, die hier diskutiert wurden, zu lösen.

Der bisherigen Diskussion nach wäre zu erwarten: Viele Sinnesorgan-Typen leisten einen Beitrag zur idiothetischen Orientierung. Die Sinnesorgane gehören sowohl zum Funktionskreis der Lokomotion wie der idiothetischen Orientierung. Daher wirkt sich die Störung von Sinnesorganen zweifach aus, also bei (a) und (b).

Sollte sich das als zutreffend herausstellen, könnte der momentane Nachteil ein Vorteil werden: Die Zuge-

hörigkeit der Sinnesorgane zu beiden Funktionskreisen könnte es ermöglichen, an Hand einer Verhaltensreaktion wie der idiothetischen Orientierung den Beitrag einzelner Sinnesorgane zur Lokomotion zu klären.

Beispielsweise wäre es interessant, andere Lyriforme Sensillen zu zerstören als die auf Femur und Tibia gelegenen (Barth und Seyfarth, 1971, Seyfarth und Barth, 1972).

Ein Ergebnis dieser Untersuchungen war: die Entfernungsorientierung, zumindest bis zu einer Weglänge von 20 cm, scheint unverändert, auch wenn die Richtungsorientierung gestört ist.

Die zerstörten Sensillen lagen in der Nähe von Gelenken, die vorwiegend für die Vertikalbewegung der Beine zuständig sind (siehe auch Abschnitt 5.4).

Es wäre interessant zu überprüfen, ob eine Entfernungsorientierung auch dann noch vorhanden ist, wenn man die Lyriformen Sensillen in der Nähe der Gelenke, die für die Horizontalbewegung zuständig sind, zerstörte.

7. Zusammenfassung

(1) Der Lauf der Trichterspinne Agelena labyrinthica auf dem Netz und der Lauf der Springspinne Sitticus pubescens auf fester Unterlage wurden gefilmt und in Einzelbildanalyse ausgewertet.

(2) In "Ruhestellung", während des Wartens auf Beute auf dem Netz, streckt Agelena die Beine flach von sich. Sie nehmen dabei feste Horizontalwinkel ein. Die Beine der rechten und linken Körperseite stehen spiegelsymmetrisch zueinander.

(3) Die Laufgeschwindigkeit von Agelena liegt im Mittel bei 23 cm/sec, von Sitticus bei 10 cm/sec.

(4) Bei beiden Arten wird der Lauf oft durch einen "Halt" unterbrochen. Dabei werden alle Beine aufgesetzt. Nach Beendigung des Halts fährt jedes Bein in seiner Bewegungsphase fort. Ipsilaterale Schrittfolgen werden über den Halt hinweg fortgesetzt. Zwischen intakten und defekten Tieren gibt es Unterschiede in der Haltdauer.

(5) Bei Agelena wurden zwei Lauftypen untersucht, die durch äußere Reize ausgelöst werden können: Der "Beutelauf" wird durch lokale Netzvibrationen, der "Tastlauf" durch leichtes Anblasen oder Berühren hervorgerufen. Bei Sitticus erfolgte der Lauf "spontan".

(6) Beim Beutelauf zieht das 1. Beinpaar den Körper in Laufrichtung, das 4. Beinpaar schiebt, die mittleren Beinpaare bewegen sich Rudern ähnlich. Die Beine werden nicht über Körperhöhe erhoben. Beim Tastlauf werden dagegen die ersten und oft

auch die zweiten Beine hoch über den Körper angehoben und mehr oder minder gestreckt aufgesetzt. Zwischen beiden Lauftypen gibt es fließende Übergänge.

(7) Agelena zeigt verschiedene Schrittfolgen, deren relative Häufigkeiten für Beute- und Tastläufe signifikant verschieden sind. Die bevorzugte Schrittfolge ipsilateraler Beine für den Beutelauf ist 4231, für den Tastlauf 4312.
Die bevorzugte Schrittfolge von Sitticus ist 4231. Die Häufigkeitsverteilung der Schrittfolgen von Sitticus ist signifikant verschieden von der des Tastlaufs von Agelena, nicht aber von der des Beutelaufs.

(8) Eine Änderung der Laufgeschwindigkeit wird in den beiden Fällen auf verschiedene Art erreicht: Beim Beutelauf bleibt die Schrittdauer konstant, die Schwingungsweite wird variiert, während beim Tastlauf die Schwingungsweite konstant bleibt und die Schrittdauer verändert wird. Hier ändert sich also die Schrittfrequenz.
Sitticus verhält sich hierbei ähnlich der Agelena beim Tastlauf.

(9) Innerhalb eines Lauftyps sind Schwingungsweite und Schrittdauer erheblichen Schwankungen unterworfen. Das beruht u.a. darauf, daß die Richtung der Körperlängsachse ständig um die Laufrichtung pendelt. Stimmen beide Achsen nicht überein, ergeben sich unterschiedliche Arbeitsbereiche und Schwingungsweiten gegenüberliegender Beine.
Das gilt für Agelena wie für Sitticus.

(10) Eine Auswertung der Phasenbeziehungen zeigte, daß sich Agelena und Sitticus nach dem "Tetrapoden-Schema" fortbewegen: Benachbarte ipsilaterale und contralaterale Beine alternieren.

8. Literaturverzeichnis

ALBRECHT, P.: Versuche zur Bedeutung der Spaltsinnesorgane für das Lokomotionsverhalten der Spinnen (Tegenaria derhami, SCOPOLI = Tegenaria domestica, SIMON), Staatsexamensarbeit, München (1970).

ALEXANDER, R. McN.: Terrestrial locomotion. In: ALEXANDER, R. McN. und GOLDSPINK, G. (Eds.): Mechanics & energetics of animal locomotion, Chapman and Hall (1977).

ANDERSON, J.F., und PRESTWICH, K.N.: The fluid pressure pumps of spiders (Chelicerata, Araneae). Z. Morph. Tiere 81, 257-277 (1975).

AUTRUM, H., und BARTH, F.G.: Einzelableitungen von einem Spaltsinnesorgan der Spinne Cupiennius salei Keys.. Naturwiss. 53, 412-413 (1966).

BÄSSLER, U.: Sensory control of leg movement in stick Insect Carausius morosus. Biol. Cybernetics 25, 61-72 (1977).

BARNES, W.J.P.: Leg co-ordination during walking in crab, Uca pugnax. J. comp. Physiol 96, 237-256 (1975).

- Proprioceptive influences on motor output during walking in the crayfish. J. de Physiol. 73, 543-564 (1977).

BARNES, W.J.P., SPIRITO, C.P., und EVOY, W.H.: Nervous control of walking in the crab, Cardisoma guanhumi. II. Role of resistance reflexes in walking. Z. vergl. Physiol. 76, 16-31 (1972).

BARTELS, M.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 10, 527-593 (1929).

- Über den Fressmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen. Rev. Suisse Zool. 37, 1-42 (1930).

BARTELS, M., und BALTZER, F.: Ueber Orientirung und Gedächtnis der Netzspinne Agelena labyrinthica. Rev. Suisse Zool. 35, 247-258 (1928).

BARTH, F.G.: Die Physiologie der Spaltsinnenorgane. II. Funktionelle Morphologie eines Mechanoreceptors. J. comp. Physiol. 81, 159-186 (1972).

BARTH, F.G.: Sensory information from strains in the exoskeleton. In: HEPBURN, H.R. (Ed.): The Insect Integument. Elsevier Scientific Publ. Comp. (1976).

BARTH, F.G., und SEYFARTH, E.-A.: Slit sense organs and kinesthetic orientation.
Z. vergl. Physiol. 74, 326-328 (1971).

BATSCHELET, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms.
The American Institute of Biological Sciences, Washington D.C. (1965).

BETHE, A.: Studien über die Plastizität des Nervensystems. I. Arachnoideen und Crustaceen.
Pflügers Arch. 224, 793-820 (1930).

BETHE, A., und FISCHER, E.: Die Anpassungsfähigkeit (Plastizität) des Nervensystems. Einführung und Experimentelles Material. In: BETHE, A., BERGMANN, G.V., EMBDEN, G., ELLINGER, A. (Eds.): Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15. Springer Verlag Berlin (1931).

BOWERMAN, R.F.: The control of walking in the scorpion. I. Leg movements during normal walking.
J. comp. Physiol. 100, 183-196 (1975a).

- The control of walking in the scorpion. II. Coordination modification as a consequence of appendage ablation.
J. comp. Physiol. 100, 197-209 (1975b).

- An electrophysiological survey of joint receptors in the walking legs of the scorpion, Paruroctonus mesaensis.
J. comp. Physiol. 105, 353-366 (1976).

- The control of arthropod walking.
Comp. Biochem. Physiol. 56, 231-247 (1977).

BOWERMAN, R.F., und LARIMER, J.L.: Command neurons in crustaceans.
Comp. Biochem. Physiol. 54, 1-5 (1976).

BROWN, R.B.: The musculature of Agelena naevia.
J. Morph. 64, 115-166 (1939).

BURGER, M.-L.: Versuche über Winkelkorrekturen bei Diplopoden.
Bull. Mus. Nat. d'Histoire Naturelle 41, 29-30, (1970).

BURGER, M.-L.: Zum Mechanismus der Gegenwendung nach mechanisch aufgezwungener Richtungsänderung bei Schizophyllum sabulosum (Julidae, Diplopoda). Z. vergl. Physiol. 71, 219-254 (1971).

BURNS, M.D.: The control of walking in orthoptera. I. Leg movements in normal walking. J. exp. Biol. 58, 45-58 (1973).

CLARAC, F., und COULMANCE, M.: La marche latérale du crabe (Carcinus). Coordination des mouvements articulaires et régulation proprioceptive. Z. vergl. Physiol. 73, 408-438 (1971).

DELCOMYN, F.: The locomotion of the cockroach Periplaneta americana. J. exp. Biol. 54, 443-452 (1971a).

- The effect of limb amputation on locomotion in the cockroach Periplaneta americana. J. exp. Biol. 54, 453-469 (1971b).

- Motor activity during walking in the cockroach periplaneta americana. II. Tethered walking. J. exp. Biol. 59, 643-654 (1973).

- Co-ordination of invertebrate locomotion. In: ALEXANDER, R. McN., GOLDSPINK, G.: Mechanics & energetics of animal locomotion, Chapman and Hall (1977).

DELCOMYN, F., und USHERWOOD, P.N.R.: Motor activity during walking in the cockroach periplaneta americana. I. Free walking. J. exp. Biol. 59, 629-642 (1973).

DILLON, L.S.: The myology of the araneid leg. J. Morph. 90, 467-480 (1952).

DORNFELDT, K.: Die Bedeutung der Haupt- und Nebenaugen für die photomenotaktische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl). Z. Tierpsychol. 38, 113-153 (1975a).

- Eine Elementaranalyse des Wirkungsgefüges des Heimfindevermögens der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl). Z. Tierpsychol. 38, 267-293 (1975b).

EHLERS, M.: Untersuchungen über Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen. Zool. Jb. (Syst.) 72, 373-499 (1939).

ELLIS, C.H.: The mechanism of extension in the legs of spiders.
Biol. Bull. 86, 41-50 (1944).

ELSNER, N.: Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). II. Neuromuscular activity underlying stridulation.
J. comp. Physiol. 97, 291-322 (1975).

EVOY, W.H., und FOURTNER, C.R.: Nervous control of walking in the crab, Cardisoma guanhumi. III. Proprioceptive influences on intra- and intersegmental coordination.
J. comp. Physiol. 83, 303-318 (1973).

FOELIX, R.F.: Structure and function of tarsal sensilla in the spider Araneus diadematus.
J. exp. Zool. 175, 99-124 (1970).

FRANK, H.: Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der lokomotorischen Extremitäten von Zygiella x-notata, einer Radnetzspinne.
Zool. Jb. (Anat.) 76, 423-460 (1957).

FRÖHLICH, A.: Methode zur quantitativen Beschreibung der Lokomotion und der Beinkoordination beim Lauf der Trichterspinne Agelena labyrinthica Clerck.
Diplomarbeit, FU Berlin (1973).

GÖRNER, P.: Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.).
Z. vergl. Physiol. 41, 111-153 (1958).

- Mehrfach innervierte Mechanorezeptoren (Trichobothrien) bei Spinnen.
Naturwiss. 52, 437 (1965).

- Über die Koppelung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.) und Agelena gracilens (C.L. Koch).
Z. vergl. Physiol. 53, 253-276 (1966).

- Resultant positioning between optical and kinesthetic orientation in the spider Agelena labyrinthica Clerck. In: WEHNER, R. (Ed.): Information processing in the visual systems of arthropods.
Springer Verlag Berlin-Heidelberg-New York (1972).

- Beispiele einer Orientierung ohne richtende Außenreize.
Fortschr. Zool. 21, 20-45 (1973).

GÖRNER, P., und ANDREWS, P.: Trichobothrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webspinnen (Aranea). Z. vergl. Physiol. 64, 301-317 (1969).

GRAHAM, D.: A behavioural analysis of the temporal organisation of walking movements in the 1st instar and adult stick insect (Carausius morosus). J. comp. Physiol. 81, 23-52 (1972).

- The effect of amputation and leg restraint on the free walking coordination of the stick insect Carausius morosus. J. comp. Physiol. 116, 91-116 (1977).

GRILLNER, S.: Locomotion in vertebrates: central mechanisms and reflex interaction. Physiol. Rev. 55, 247-306 (1975).

HAGEN, H.-O.v.: Nachweis einer kinästhetischen Orientierung bei Uca rapax. Z. Morph. Ökol. Tiere 58, 301-320 (1967).

HARRIS, D.J., und MILL, P.J.: Observations on the leg receptors of Ciniflo (Araneida: Dictynidae). I. External mechanoreceptors. J. comp. Physiol. 119, 37-54 (1977a).

HARRIS, D.J., und MILL, P.J.: Observations on the leg receptors of Ciniflo (Araneida: Dictynidae). II. Chemoreceptors. J. comp. Physiol. 119, 55-62 (1977b).

HIPPEN, H.: Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrößen und abgeleiteten Impulsserien bei den großen Haarsensillen auf den Beinen von Tegenaria derhami (Scopoli). Diplomarbeit, FU Berlin (1975).

HOLZAPFEL, M.: Die nicht-optische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.) (Kinästhesie, Orientierung nach Gefälle, Starrheitstaxis). Z. vergl. Physiol. 20, 55-116 (1934).

- Experimentelle Untersuchungen über das Zusammenfinden der Geschlechter bei der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 22, 656-690 (1935).

HOMANN, H.: Über das Wachstum und die mechanischen Vorgänge bei der Häutung von Tegenaria agrestis (Araneae). Z. vergl. Physiol. 31, 413-440 (1949a).

HOMANN, H.: Blutdruck und Häutung bei Spinnen.
Naturwiss. 36, 21-24 (1949b).

HOYLE, G.: Arthropod walking. In: HERMAN, R.M., GRILLNER, S., STEIN, P.S.G., STUART, D.G. (Eds.): Neural control of locomotion.
Plenum press, New York (1976).

HUGHES, G.M.: The co-ordination of insect movements. I. The walking movements of insects.
J. exp. Biol. 29, 267-285 (1952).

- The co-ordination of insects movements. II. The effect of limb amputation and cutting of commissures in the cockroach (Blatta orientalis).
J. exp. Biol. 34, 306-333 (1957).

JACOBI-KLEEMANN, M.: Über die Locomotion der Kreuzspinne Aranea diadema beim Netzbau (nach Filmanalysen).
Z. vergl. Physiol. 34, 606-654 (1953).

KÄSTNER, A.: Beiträge zur Kenntnis der Locomotion der Arachniden, II. Obisium muscorum.
Zool. Anz. 57, 247-253 (1923).

KURTH, B.: Die Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Clerck) nach Parametern des Netzes.
Diplomarbeit, FU Berlin (1972).

LAND, M.F.: Stepping movements made by jumping spiders during turns mediated by the lateral eyes.
J. exp. Biol. 57, 15-40 (1972).

LIESENFELD, F.J.: Über Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netzspinnen.
Biol. Zbl. 80, 465-475 (1961).

MARKL, H.: Geomenotaktische Fehlorientierung bei Formica polyctena FÖRSTER.
Z. vergl. Physiol. 48, 552-586 (1964).

MARKL, H., LANG, H., WIESE, K.: Die Genauigkeit der Ortung eines Wellenzentrums durch den Rückenschwimmer Notonecta glauca L.
J. comp. Physiol. 86, 359-364 (1973).

MILL, P.J., und HARRIS, D.J.: Observations on the leg receptors of Ciniflo (Araneida: Dictynidae). III. Proprioceptors.
J. comp. Physiol. 119, 63-72 (1977).

MITTELSTAEDT, H., und M.-L.: Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize.
Fortschr. Zool. 21, 46-58 (1973).

MOLLER, P.: Die systematischen Abweichungen bei der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica.
Z. vergl. Physiol. 66, 78-106 (1970).

MURPHEY, R.K., und MENDENHALL, B.: Localization of receptors controlling orientation to prey by the back swimmer Notonecta undulata.
J. comp. Physiol. 84, 19-30 (1973).

PARRY, D.A.: Spider leg-muscles and the autotomy mechanism.
Quart. J. Micr. Sci. 98, 331-340 (1957).

- The small leg-nerve of spiders and a probable mechanoreceptor.
Quart. J. Micr. Sci. 101, 1-8 (1960).

PARRY, D.A., und BROWN, R.H.J.: The hydraulic mechanism of the spider leg.
J. exp. Biol. 36, 423-433 (1959a).

PARRY, D.A., und BROWN, R.H.J.: The jumping mechanism of salticid spiders:
J. exp. Biol. 36, 654-664 (1959b).

PAUL, D.H.: Proprioception from nonspiking sensory cells in a swimming behavior of the sand crab, Emerita analoga. In: HERMAN, R.M., GRILLNER, S., STEIN, P.S.G., STUART, D.G. (Eds.): Neural control of locomotion.
Plenum Press, New York (1976).

PEARSON, K.G.: The control of walking.
Sci. Am. 235, 72-86 (1976).

PEARSON, K.G., und ILES, H.: Discharge patterns of coxal levator and depressor motoneurones of the cockroach, Periplaneta americana.
J. exp. Biol. 52, 139-165 (1970).

PEARSON, K.G., und ILES, J.F.: Nervous mechanism underlying intersegmental co-ordination of leg movements during walking in the cockroach.
J. exp. Biol. 58, 725-744 (1973).

PEARSON, K.G., FOURTNER, C.R., WONG, R.K.: Nervous control of walking in the cockroach. In: STEIN, R.B., PEARSON, K.G., SMITH, R.S., REDFORD, J.B., (Eds.): Control of posture and locomotion.
Plenum Press, New York - London (1973).

PEARSON, K.G., und FOURTNER, C.R.: Nonspiking interneurons in the walking system of the cockroach.
J. Neurophysiol. 38, 33-52 (1975).

PETRUNKEVITCH, A.: Über die Circulationsorgane von Lycosa carolensis Walck.
Zool. Jb. (Anat.) 31, 161-170 (1910).

POND, C.M.: The role of the walking legs in aquatic and terrestrial locomotion of the crayfish Austropotamobius pallipes (Lereboullet).
J. exp. Biol. 62, 447-454 (1975).

PRINGLE, J.W.S.: The function of the lyriform organs of arachnids.
J. exp. Biol. 32, 270-278 (1955).

RATHMAYER, W.: Die Innervation der Beinmuskeln einer Spinne, Eurypelma hentzi Chamb. (Orthognata, Avicylariidae).
Zool. Anz. (Suppl.) 29, 505-511 (1966).

- Elektrophysiologische Untersuchungen an Proprioreceptoren im Bein einer Vogelspinne (Eurypelma hentzi Chamb.).
Z. vergl. Physiol. 54, 438-454 (1967).

RATHMAYER, W., und KOOPMANN, J.: Die Verteilung der Proprioreceptoren im Spinnenbein. Untersuchungen an der Vogelspinne Dugesiella hentzi Chamb.
Z. Morph. Tiere 66, 212-223 (1970).

RUHLAND, M.: Die neuromuskuläre Organisation normaler und regenerierter Laufbeine einer Vogelspinne (Dugesiella hentzi Ch., Orthognata, Avicylariidae).
Dissertation, Universität Konstanz (1976).

SCHARSTEIN, H.: Strategien der Kurskorrektur: ein möglicher Ersatz bei fehlenden Außenreizen?
Verh. Dtsch. Zool. Ges. (1978)(im Druck).

SEYFARTH, E.-A., und BARTH, F.G.: Compound slit sense organs on the spider leg: mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation.
J. comp. Physiol. 78, 176-191 (1972).

SIEGEL, S.: Nonparametric statistics for behavioral sciences.
Mc Graw-Hill, Kogakusha Comp., Tokyo (1956).

STEWART, D.M., und MARTIN, A.W.: Blood pressure in the tarantula Dugesiella hentzi.
J. comp. Physiol. 88, 141-172 (1974).

WALCOTT, B.: The locomotion of giant water bugs.
Ph. D. Thesis, Univ. Oregon (1968).

WENDLER, G.: Laufen und Stehen der Stabheuschrecke Carausius morosus. Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen.
Z. vergl. Physiol. 48, 198-250 (1964).

- Laufkoordination und Regelung der Beinstellung bei der Stabheuschrecke Carausius morosus.
Proc. XII Int. Congr. Ent., London (1965).

- Ein Analogmodell der Beinbewegungen eines laufenden Insekts. "Kybernetik 1968". In: Beihefte zu "Elektronische Rechenanlagen", Bd. 18.
R. Oldenbourg Verl., München - Wien (1968).

WIESE, K.: Das mechanorezeptorische Beuteortungssystem von Notonecta. I. Die Funktion des tarsalen Scolopidialorgans.
J. comp. Physiol. 78, 83-102 (1972).

WILSON, D.M.: Proprioceptive leg reflexes in cockroaches.
J. exp. Biol. 43, 397-409 (1965).

- Insect walking.
Ann. Rev. Ent. 11, 103-122 (1966).

- Stepping patterns in tarantula spiders.
J. exp. Biol. 47, 133-151 (1967).

WILSON, R.S.: The strucutre of the dragline control valves in the garden spider.
Quart. J. Micr. Sci. 103, 549-555 (1962a).

- The control of dragline spinning in the garden spider.
Quart. J. Micr. Sci. 103, 557-571 (1962b).

- Some comments on the hydrostatic systems of spiders (Chelicerata, Araneae).
Z. Morph. Tiere 68, 308-322 (1970).

WILSON, R.S., und BULLOCK, J.: The hydraulic interaction between prosoma and opisthosoma in Amaurobius ferox (Chelicerata, Araneae).
Z. Morph. Tiere 74, 221-230 (1973).

Lebenslauf

Am 4.2.1945 geboren in Zeulenroda/Thür.

Eltern:	Dr. jur. Johannes Fröhlich und Gunde Fröhlich, geb. Scheinpflug
April 1954	Flucht nach Westberlin
1951-1957	Besuch der Volksschule
Ab 1957	Besuch der Oberschule Wissenschaftl. Zweiges (Friedrich-Ebert-Schule)
21.2.1964	Abitur
März-Juli 1964	Arbeiterin bei der Fa. Reemtsma
August 1964-Juli 1965	Aufenthalt in den USA. Laborhilfe in den Diablo Laboratories (Berkeley Research Center)
Ab Okt. 1965	Studium der Zoologie an der Freien Universität. Stud. Hilfskraft.
7.2.1969	Vordiplom
1.8.1973	Diplom. Prüfungsfächer: Zoologie, Entwicklungsgeschichte und -physiologie, Biostatistik, Thema der Diplomarbeit: "Methode zur quantitativen Beschreibung der Lokomotion und Beinkoordination beim Lauf der Trichterspinne Agelena labyrinthica Clerck." Gesamturteil: sehr gut
Ab Anfang 1974	Arbeit an der Promotion
1.1.1974 - 31.12.1975	Graduiertenförderungsstipendium. Lehrauftrag.
1.7.1976 - 31.1.1977	Techn. Angestellte (DFG) bei der FU
1.2.1977 - 31.12.1977	Wiss. Mitarbeiter (DFG)

Bönecke-Druck 3392-Clausthal-Z. 29